



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΣΧΟΛΗ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΚΑΙ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΚΩΝ ΕΦΑΡΜΟΓΩΝ ΚΑΙ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΩΝ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΒΟΤΑΝΙΚΗΣ

**Ανάπτυξη μοντέλου φωτοσύνθεσης για την εκτίμηση
παραγωγικότητας Μεσογειακών οικοσυστημάτων**

Νικόλαος Μάρκος
Περιβαλλοντολόγος

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΙΩΑΝΝΙΝΑ 2013

Νικόλαος Μάρκος
Περιβαλλοντολόγος, B.Sc.

Ανάπτυξη μοντέλου φωτοσύνθεσης για την εκτίμηση παραγωγικότητας
Μεσογειακών οικοσυστημάτων
Διδακτορική Διατριβή

Υποβλήθηκε στο Τμήμα Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών του
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, Εργαστήριο Βοτανικής

Επιβλέπων Καθηγητής: Άρης Κυπαρίσσης
Αναπληρωτής Καθηγητής Βιολογίας και
Τεχνολογίας Φυτών του Τμήματος Βιολογικών
Εφαρμογών και Τεχνολογιών του
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Ημερομηνία παρουσίασης: 25 Απριλίου 2013

ΠΡΑΚΤΙΚΟ ΕΞΕΤΑΣΗΣ

του υποψήφιου Διδάκτορα
Νικόλαου Μάρκου

Σήμερα, 25 Απριλίου 2013 και ώρα 9:00, ο υποψήφιος Διδάκτορας κος **Νικόλαος Μάρκος** ανέπτυξε και υποστήριξε τη Διδακτορική του διατριβή με τίτλο:

«Ανάπτυξη μοντέλου φωτοσύνθεσης για την εκτίμηση παραγωγικότητας Μεσογειακών οικοσυστημάτων»

Η παρουσίαση πραγματοποιήθηκε με τηλεδιάσκεψη στην αίθουσα Συνεδριάσεων του Τμήματος Φυσικής (Αναγνωστήριο Τμήματος Φυσικής, Κτίριο Φ2, 3ος όροφος) του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων. Ακολούθως, τα μέλη της Εξεταστικής Επιτροπής κ.κ. Ι. Μανέτας, J. Halley, Π. Δημητρακόπουλος, Γ. Κόκκορης, Γ. Γραμματικόπουλος, Ε. Λεβίζου και Ά. Κυπαρίσσης υπέβαλαν γενικές και ειδικές ερωτήσεις στις οποίες ο υποψήφιος απάντησε πολύ ικανοποιητικά. Από τους παραπάνω οι κ.κ. Ι. Μανέτας, Γ. Γραμματικόπουλος, Π. Δημητρακόπουλος και Γ. Κόκκορης, συμμετείχαν μέσω τηλεδιάσκεψης ενώ οι κ.κ. J. Halley, Ε. Λεβίζου και Ά. Κυπαρίσσης ήταν παρόντες στη διαδικασία.

Μετά την αποχώρηση του υποψήφιου και των ακροατών, τα μέλη της Επιτροπής συζήτησαν επί της Διατριβής και της παρουσιάσεώς της και αποφάσισαν ομόφωνα ότι το περιεχόμενο της διατριβής είναι πρωτότυπο και ο τρόπος παρουσίασης επιμεριστωμένος.

Ως εκ τούτου, η Εξεταστική Επιτροπή εισηγείται στη Γ.Σ. του Τμήματος Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών την ανακήρυξη του κ. **Νικόλαου Μάρκου** σε Διδάκτορα με το βαθμό άριστα.

Η Εξεταστική Επιτροπή



Ιωάννης Μανέτας
Καθηγητής
Πανεπιστημίου Πατρών
Μέλος της τριμελούς
συμβουλευτικής επιτροπής



Γεώργιος Κόκκορης
Επίκουρος Καθηγητής
Πανεπιστημίου Αιγαίου
Μέλος της τριμελούς
συμβουλευτικής επιτροπής



John Halley
Καθηγητής
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων



Παναγιώτης Δημητρακόπουλος
Αναπληρωτής Καθηγητής
Πανεπιστημίου Αιγαίου



Γεώργιος Γραμματικόπουλος
Επίκουρος Καθηγητής
Πανεπιστημίου Πατρών

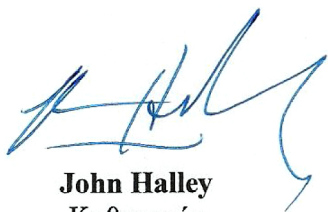


Ευθυμία Λεβίζου
Λέκτορας
Πανεπιστημίου Θεσσαλίας

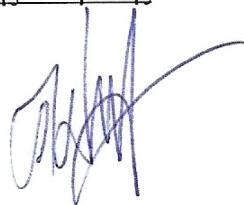


Άρης Κυπαρίσσης
Αναπληρωτής Καθηγητής
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων
Επιβλέπων της Διατριβής

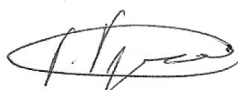
Τα μέλη της Επταμελούς Εξεταστικής Επιτροπής



John Halley
Καθηγητής
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων



Παναγιώτης Δημητρακόπουλος
Αναπληρωτής Καθηγητής
Πανεπιστημίου Αιγαίου



Γεώργιος Γραμματικόπουλος
Επίκουρος Καθηγητής
Πανεπιστημίου Πατρών



Ευθυμία Λεβίζου
Λέκτορας
Πανεπιστημίου Θεσσαλίας

Τα μέλη της Συμβουλευτικής Επιτροπής



Ιωάννης Μανέτας
Καθηγητής
Πανεπιστημίου Πατρών



Γεώργιος Κόκκορης
Επίκουρος Καθηγητής
Πανεπιστημίου Αιγαίου

Ο Επιβλέπων



Άρης Κυπαρίσης
Αναπληρωτής Καθηγητής
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Στον μικρούλη, που πρόσφατα ήρθε στην παρέα μας.

Καθαρά να ξεχωρίσεις κι ηρωικά να δεχτείς τις πικρές γόνιμες τούτες, ανθρώπινες, σάρκα από τη σάρκα μας, αλήθειες:

α) Ο νους του ανθρώπου φαινόμενα μονάχα μπορεί να συλλάβει, ποτέ την ουσία:

β) κι όχι όλα τα φαινόμενα, παρά μονάχα τα φαινόμενα της ύλης:

γ) κι ακόμα στενότερα: όχι καν τα φαινόμενα τούτα της ύλης, παρά μονάχα τους μεταξύ τους συνειρμούς:

δ) κι οι συνειρμοί τούτοι δεν είναι πραγματικοί, ανεξάρτητοι από τον άνθρωπο· είναι κι αυτοί γεννήματα του ανθρώπου:

ε) και δεν είναι οι μόνοι δυνατοί ανθρώπινοι: παρά μονάχα οι πιο βολικοί για τις πραχτικές και νοητικές του ανάγκες.

N. Καζαντζάκης

Πρόλογος

Με την ολοκλήρωση της παρούσας διατριβής, ένα μεγάλο ταξίδι «γεμάτο περιπέτειες, γεμάτο γνώσεις» έφτασε στο τέλος του. Τα εμπόδια και οι δυσκολίες ήταν πολλά, οι δύσκολοι καιροί που διανύουμε τα διόγκωσαν, αλλά αυτό που μένει είναι το αποτέλεσμα, για το οποίο η ικανοποίηση μεγαλώνει μέσω των αντιξοοτήτων. Θεωρώ τον εαυτό μου πολύ τυχερό που του δόθηκε η ευκαιρία και η δύναμη να πραγματοποιήσει αυτό το ταξίδι. Οδηγός και συνοδοιπόρος μου ταυτόχρονα υπήρξε ο επιβλέπων καθηγητής μου Άρης Κυπαρίσσης, ένας από τους ανθρώπους που κάποιος συναντά μια φορά στη ζωή του, ο οποίος με μύησε στον κόσμο των φυτών και η επιστημονική καθοδήγησή του ήταν συνεχής και άψογη. Τον ευχαριστώ για όλα όσα έκανε για μένα όλα αυτά τα χρόνια, την υπομονή και την ανεκτικότητα που έδειξε, αλλά και τη συνεχή και απεριόριστη στήριξη που μου παρείχε σε όλους τους τομείς.

Ευχαριστώ θερμά την λέκτορα Έφη Λεβίζου για την παρουσία της, τις επιστημονικές συμβουλές και παρατηρήσεις και την απεριόριστη βοήθεια που παρείχε τόσο στο επιστημονικό, όσο και στο γλωσσολογικό κομμάτι της συγγραφής της διατριβής. Πολλά ευχαριστώ και στο επιστημονικό έτερον μου ήμισυ, Σταύρο Σταγάκη, για τις ατέλειωτες ώρες που περάσαμε μαζί στο πεδίο και στο εργαστήριο και για τη συμβολή του στην πραγματοποίηση μεγάλου μέρους των μετρήσεων. Ευχαριστώ επίσης την Κατερίνα Ιώβη, η οποία υπήρξε μέλος του εργαστηρίου, για την παρουσία της και τη συνεργασία που είχαμε, καθώς και όλους όσους πέρασαν από το εργαστήριο όλον αυτόν τον καιρό και μοιραστήκαμε μέρος των ζωνών μας.

Ευχαριστώ πολύ τα μέλη της εξεταστικής επιτροπής, Καθηγητή Ιωάννη Μανέτα, Επίκουρο Καθηγητή Γεώργιο Κόκκορη, Καθηγητή John Halley, Αναπληρωτή Καθηγητή Παναγιώτη Δημητρακόπουλο και Επίκουρο Καθηγητή Γεώργιο Γραμματικόπουλο για την πολύτιμη συνεισφορά τους στην ολοκλήρωση αυτής της διατριβής.

Τέλος, ευχαριστώ τη σύντροφό μου Γιώτα Μάρκα που κατάφερε να με αντέξει όλα αυτά τα χρόνια, καθώς και τη μητέρα μου για όλα όσα έχει κάνει και συνεχίζει να κάνει για μένα.

ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
Μέθοδος eddy covariance	3
Η αξία της μοντελοποίησης.....	6
Μοντέλα παραγωγικότητας.....	8
Ανασκόπηση	8
Κατηγορίες μοντέλων παραγωγικότητας ανάλογα με την ακολουθούμενη μεθοδολογία.....	11
Μοντέλα Bottom-up ή process based.....	11
Μέθοδος Big Leaf	11
Μέθοδος Multi Layer	12
Μέθοδος Two Big Leaf.....	12
Μοντέλα Top-down.....	12
Αναλυτική παρουσίαση της μεθοδολογίας process based.....	13
Μοντελοποίηση φυσιολογικών διεργασιών σε επίπεδο φύλλου	14
Μοντέλα φωτοσύνθεσης.....	14
Μηχανιστικά μοντέλα.....	14
Παρατηρήσεις πάνω στα μηχανιστικά μοντέλα	18
Εμπειρικά μοντέλα	19
Εξάρτηση από PAR.....	19
Εξάρτηση παραμέτρων από θερμοκρασία	21
Εξάρτηση παραμέτρων της non-rectangular hyperbola από περιβαλλοντικές παραμέτρους.....	22
Σύγκριση εμπειρικών και μηχανιστικών μοντέλων.....	23
Αγωγιμότητα στομάτων.....	24
Μοντέλα αγωγιμότητας.....	25
Άλλα είδη αγωγιμότητας	26
Ισοζύγιο ενέργειας φύλλου - Θερμοκρασία φύλλου - Διαπνοή.....	26
Μοντέλα διαπνοής.....	27
Θερμοκρασία φύλλου.....	29
Κλιμάκωση από το φύλλο στο θόλο	30
Απορρόφηση ακτινοβολίας.....	30
Δείκτης φυλλικής επιφάνειας (Leaf Area Index, LAI).....	31
Κατανομή των φωτοσυνθετικών παραμέτρων στο θόλο.....	32
Μεσογειακά οικοσυστήματα	33
ΣΚΟΠΟΣ ΜΕΛΕΤΗΣ.....	35
ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	37
Μελετούμενα είδη.....	37
<i>Arbutus unedo</i> (Κουμαριά).....	37
<i>Phlomis fruticosa</i> (Ασφάκα).....	38
<i>Quercus frainetto</i> (Πλατύφυλλος δρυς)	39
Μετεωρολογικά δεδομένα.....	39
Μετρήσεις.....	40
Μετρήσεις ανταλλαγής CO ₂ και H ₂ O	40
Συγκέντρωση φωτοσυνθετικών χρωστικών και LMA.....	41
Δυναμικό νερού (Ψ)	41
Δείκτης φυλλικής επιφάνειας (LAI).....	41
Στατιστική επεξεργασία	43

Κατασκευή προγράμματος προσομοίωσης	43
Περιγραφή μοντέλου	43
Υπομοντέλο φωτοσύνθεσης φύλλου (1)*	45
Εξάρτηση φωτοσύνθεσης από PAR	45
Εξάρτηση φωτοσύνθεσης από θερμοκρασία	47
Υπομοντέλο θερμοκρασίας (2).....	50
Υπομοντέλο PAR (3)	50
Ακτινοβολία.....	50
Ηλιακή ακτινοβολία.....	52
Θερμική ακτινοβολία.....	52
Νόμος συνημιτόνου	53
Είδη ηλιακής ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα	53
Γεωμετρία του ηλίου – υπολογισμός γωνίας ζενίθ.....	54
Διαχωρισμός απευθείας και διάχυτης ακτινοβολίας.....	56
Υπομοντέλο LAI (4).....	60
Συντελεστής απόσβεσης απευθείας ακτινοβολίας.....	61
Υπομοντέλο PAR θόλου (5).....	62
Υπομοντέλο συνολικής ακτινοβολίας θόλου (6).....	65
Υπομοντέλο αγωγιμότητας στομάτων (7)	67
Υπομοντέλο θερμοκρασίας φύλλων (8)	69
Υπομοντέλο κλιμάκωσης A_{max} στο θόλο (9).....	70
Υπομοντέλο VPD (10).....	71
Υπομοντέλο φωτοσύνθεσης θόλου (11)	71
Υπομοντέλο διαπνοής θόλου (12).....	72
Υπομοντέλο παραγωγικότητας (13)	73
Τρόποι μετασχηματισμού ελλειπών μετεωρολογικών παραμέτρων	73
Θερμοκρασία αέρα	73
Υγρασία της ατμόσφαιρας.....	74
Υπολογισμός δεδομένων ακτινοβολίας με βάση το ημερήσιο εύρος θερμοκρασίας..	75
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	77
Οικοφυσιολογικές μετρήσεις πεδίου	77
Διαμόρφωση υπομοντέλου φωτοσύνθεσης φύλλου.....	82
Εξάρτηση ρυθμού φωτοσύνθεσης από την PAR	82
Ενσωμάτωση των φυσιολογικών παραμέτρων	87
Εξάρτηση φωτοσύνθεσης από θερμοκρασία.....	92
Αγωγιμότητα στομάτων	95
Κατανομή φωτοσυνθετικών παραμέτρων στο θόλο.....	97
Σύνοψη μοντέλου	98
Ροές μελετούμενων ειδών	102
Επαλήθευση μοντέλου.....	114
Παραμετροποίηση ενός μοντέλου LUE	124
Εξάρτηση ϵ_{max} από A_{max}^0 και LAI.....	126
Εξάρτηση ϵ από τ	130
Υπολογισμός της παραμέτρου K για τον υπολογισμό του FAPAR.....	135
ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	143
ΠΕΡΙΛΗΨΗ	159
ABSTRACT	161
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	163

Πίνακας συντομογραφιών

Σύμβολο	Ερμηνεία	Μονάδες	Τρόπος υπολογισμού
a	Quantum yield της μεταφοράς ηλεκτρονίων	mol C (mol PAR) ⁻¹	
a'	Εμπειρική παράμετρος που σχετίζεται με την εσωτερική συγκέντρωση CO ₂ στο φύλλο	-	
A _{gross}	Ρυθμός μικτής φωτοσύνθεσης	μmol m ⁻² s ⁻¹	Εξ. 5
A _{max}	Μέγιστος ρυθμός φωτοσύνθεσης σε κορεσμένη ένταση φωτός	μmol m ⁻² s ⁻¹	Εξ. 107, 110
A _{max(L)}	A _{max} σε βάθος θόλου L	μmol m ⁻² s ⁻¹	Εξ. 92
A _{max} ⁰	A _{max} των εξωτερικών φύλλων του θόλου	μmol m ⁻² s ⁻¹	Εξ. 110
A _{net}	Ρυθμός καθαρής φωτοσύνθεσης	μmol m ⁻² s ⁻¹	Εξ. 4
APAR	Απορροφώμενη PAR	mol m ⁻² d ⁻¹	
A _{shade}	Ρυθμός φωτοσύνθεσης των σκιαζόμενων τμημάτων του θόλου	μmol m ⁻² s ⁻¹	
A _{sun}	Ρυθμός φωτοσύνθεσης των φωτιζόμενων τμημάτων του θόλου	μmol m ⁻² s ⁻¹	
c	ταχύτητα φωτός	m s ⁻¹	3x10 ⁸
Chl	Συγκέντρωση χλωροφυλλών φύλλου	μg m ⁻²	Μετρούμενο
C _i	Μεσοφυλλική συγκέντρωση ή πίεση CO ₂	Kpa, ppm	Εξ. 11
c _p	ειδική θερμότητα του αέρα	J mol ⁻¹ C ⁻¹	29.3
c _s	Συγκέντρωση ή πίεση CO ₂ στην επιφάνεια του φύλλου	KPa, ppm	
C _a	Ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO ₂	KPa, ppm	
DOY	Αύξοντας αριθμός ημέρας του χρόνου	-	
D _{s0}	Παράμετρος ευαισθησίας των στομάτων		
e	Συντελεστής εκπομπής επιφάνειας	-	
e _a	Συντελεστής εκπομπής του αέρα	-	0.92
e _f	Συντελεστής εκπομπής του φύλλου	-	0.96
E _{leaf}	ρυθμός διαπνοής του φύλλου		
en	Μεταφερόμενη ενέργεια	J	Εξ. 32
E _o	Εκκεντρότητα τροχιάς Γης		Εξ. 44
EqT	Εξίσωση του χρόνου	Hour	Εξ. 46
e _s	Συντελεστής εκπομπής του εδάφους	-	0.94
F	Ροή του CO ₂ (για eddy covariance)	μmol m ⁻² s ⁻¹	Εξ. 1
f	Ποσοστό της ημερήσιας ηλιακής ακτινοβολίας που είναι διάχυτη	-	Εξ. 47
FAPAR	Ποσοστό της απορροφώμενης PAR	-	
f _b	Ποσοστό της συνολικής ηλιακής ακτινοβολίας που είναι ακτινική	-	
f _{inst}	Ποσοστό της στιγμιαίας ηλιακής ακτινοβολίας που είναι διάχυτη	-	Εξ. 52
f _{shade}	Ποσοστό των τμημάτων του θόλου που δέχονται διάχυτη ακτινοβολία	-	Εξ. 58
f _{sun}	Ποσοστό των τμημάτων του θόλου που δέχονται απευθείας ακτινοβολία	-	Εξ. 57
G	Ρυθμός αποθήκευσης ενέργειας στο έδαφος και τη βλάστηση	W m ⁻²	

Σύμβολο	Ερμηνεία	Μονάδες	Τρόπος υπολογισμού
g_0	Αγωγιμότητα των στομάτων όταν το A τείνει στο 0	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
G_a	Αεροδυναμική αγωγιμότητα θόλου	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
G_b	Αγωγιμότητα οριακού στρώματος	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Πίνακας 3
G_h	Συνολική αγωγιμότητα Big Leaf για τη μεταφορά θερμότητας	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 86
GPP	Μικτή Πρωτογενής Παραγωγικότητα	$\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$	Εξ. 100
G_r	Αγωγιμότητα ακτινοβολίας Big Leaf	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 84
g_s	Αγωγιμότητα στομάτων φύλλου	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 17, 18, 111
$G_{s,i}$	Συνολική στοματική αγωγιμότητα φωτιζόμενου ή σκιαζόμενου τμήματος το θόλου	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 87, 88
G_w	Συνολική αγωγιμότητα φωτιζόμενων ή σκιαζόμενων φύλλων για τη μεταφορά H_2O	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 85
g_w	Συνολική αγωγιμότητα στομάτων του φύλλου	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 19
H	Απώλεια αισθητής θερμότητας	W m^{-2}	
h	σταθερά του Planck	J s	$6.63 \cdot 10^{-34}$
h	Hour Angle	radians	Εξ. 39
H	Ροή αισθητής θερμότητας	W m^{-2}	
I_{cs}	Σταθερά του ηλίου	W m^{-2}	1366.1
I_g	Παγκόσμια (εξωγήινη) ηλιακή ακτινοβολία	W m^{-2} ή $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 43
$I_{g,d}$	Ολοκλήρωμα του I_g στη διάρκεια της ημέρας	W m^{-2} ή $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 45
I_{shade}	Συνολική ακτινοβολία που απορροφάται από τα σκιαζόμενα φύλλα	W m^{-2}	Εξ. 83
$I_{shade,j}$	Συνολική ακτινοβολία που απορροφάται από τα σκιαζόμενα τμήματα του θόλου	W m^{-2}	Εξ. 74
$I_{shade,LW}$	Θερμική ακτινοβολία που εκπέμπουν τα σκιαζόμενα τμήματα του θόλου	W m^{-2}	Εξ. 81
I_{sun}	Συνολική ακτινοβολία που απορροφάται από τα φωτιζόμενα φύλλα	W m^{-2}	Εξ. 82
$I_{sun,j}$	συνολική ακτινοβολία που απορροφάται από τα φωτιζόμενα τμήματα του θόλου	W m^{-2}	Εξ. 73
$I_{sun,LW}$	Θερμική ακτινοβολία που εκπέμπουν τα φωτιζόμενα τμήματα του θόλου	W m^{-2}	Εξ. 80
J	Ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 8
J_{max}	Μέγιστος ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
K_b	Συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας	-	Εξ. 61, 62
K'_b	Τροποποιημένος συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας	-	Εξ. 65
K_c	Σταθερά Michaelis-Menten για το CO_2		
K_d	Συντελεστής απόσβεσης της διάχυτης ακτινοβολίας	-	0.7
K'_d	Τροποποιημένος συντελεστής απόσβεσης της διάχυτης ακτινοβολίας	-	Εξ. 65
K_o	Σταθερά Michaelis-Menten της rubisco για το O_2		
K_{Amax}	Συντελεστής μείωσης του A_{max} στο θόλο	-	0.1
L	Υπερκείμενο LAI στο σημείο αναφοράς του θόλου (L=0 για το εξωτερικό τμήμα)	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	
LAI	Δείκτης Φυλλικής Επιφάνειας	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Μετρούμενο

Σύμβολο	Ερμηνεία	Μονάδες	Τρόπος υπολογισμού
lat	Γεωγραφικό πλάτος	μοίρες	Μετρούμενο
LMA	Δείκτης Ξηρού Βάρους του φύλλου	g dm^{-2}	Μετρούμενο
L_{oc}	Εκπεμπόμενη θερμική ενέργεια	W m^{-2}	
long	Γεωγραφικό μήκος	Μοίρες	Μετρούμενο
LAI_{shade}	Φυλλική επιφάνεια που σκιάζεται	m^2	Εξ. 60
LAI_{sun}	Φυλλική επιφάνεια που φωτίζεται	m^2	Εξ. 59
LUE	Light Use Efficiency	$\text{g C mol photons}^{-1}$	
NIR	Κοντινή Υπέρυθρη Ακτινοβολία	W m^{-2}	
O_i	Μεσοφυλλική συγκέντρωση O_2	Pa	
p_a	Ατμοσφαιρική πίεση	kPa	101
PAR	Φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, W m^{-2}	
PAR_{beam}	Ακτινική ακτινοβολία	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 67
PAR_{dif}	Ποσό της διάχυτης ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 50, 55
$PAR_{diffuse}(L)$	Διάχυτη ακτινοβολία σε βάθος θόλου L	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 69
PAR_{dir}	Ποσό της απευθείας ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 51, 56
$PAR_{scattered}(L)$	Διαθλώμενη ακτινοβολία σε βάθος θόλου L	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 70
$PAR_{shade}(L)$	Ακτινοβολία των σκιαζόμενων μερών σε βάθος θόλου L	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 68
$PAR_{sun}(L)$	Ακτινοβολία των φωτιζόμενων μερών σε βάθος θόλου L	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 66
p_c	Μερική πίεση CO_2 (για eddy covariance)		
p_{cb}	Συντελεστής ανακλαστικότητας του θόλου για την απευθείας ακτινοβολία	-	Εξ. 71
p_{cd}	Συντελεστής ανακλαστικότητας του θόλου για την διάχυτη ακτινοβολία	-	0.054 για PAR 0.358 για NIR
p_h	Παράμετρος ανακλαστικότητας θόλου	-	Εξ 72
R	Παγκόσμια σταθερά αερίων	$\text{J mol}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$	8.314
R_{abs}	Συνολική απορροφώμενη ακτινοβολία	W m^{-2}	
R_d	Ρυθμός σκοτεινής αναπνοής	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
R_n	Καθαρή απορροφώμενη ακτινοβολία	W m^{-2}	Εξ. 58, 59
RuBP	Διφωσφορική ριβουλόζη		
RH	Σχετική υγρασία	0-1	Μετρούμενο
s	Κλίση της καμπύλης VPD σε σχέση με τη θερμοκρασία	$\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$	Εξ. 96
T_{33}	Μέση θερμοκρασία των 33 προηγούμενων ημερών	$^\circ\text{C}$	Μετρούμενο
T_{air}	Θερμοκρασία αέρα	$^\circ\text{C}$ ή K	Μετρούμενο
T_c	Βέλτιστη θερμοκρασία	$^\circ\text{C}$	Εξ. 109
T_i	Θερμοκρασία φωτιζόμενων ή σκιαζόμενων φύλλων	$^\circ\text{C}$	Εξ. 89
T_L	Θερμοκρασία φύλλου	$^\circ\text{C}$ ή K	Εξ. 24
t_o	Η ώρα του ηλιακού μεσημεριού	Ώρες	Εξ. 40
TPU	Ρυθμός χρήσης φωσφορικής τριόζης	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
Tr	Διαπνοή	$\text{mm H}_2\text{O m}^{-2}$	Εξ. 99

Σύμβολο	Ερμηνεία	Μονάδες	Τρόπος υπολογισμού
V_c	Ρυθμός καρβοξυλίωσης	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 6
$V_{c\text{max}}$	Μέγιστος ρυθμός καρβοξυλίωσης	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
V_o	Ρυθμός φωτοαναπνοής	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
VPD	Έλλειμα υδρατμών	kPa	
VPD _a	VPD της ατμόσφαιρας	kPa	Εξ. 95
VPD _s	VPD στην επιφάνεια του φύλλου	kPa	
w	Κατακόρυφη ταχύτητα ανέμου (για eddy covariance)	mm s^{-1}	
W	Πλάτος καμπύλης εξάρτησης A-T	$^{\circ}\text{C}$	Πίνακας 5
W_c	Ρυθμός καρβοξυλίωσης για κορεσμένη RUBP	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 6
W_j	Ρυθμός καρβοξυλίωσης όταν περιορίζεται από τη μεταφορά ηλεκτρονίων	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 7
W_p	Ρυθμός καρβοξυλίωσης όταν περιορίζεται από τα ανόργανα φωσφορικά	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 10
x	Παράμετρος σχήματος θόλου	-	Μετρούμενο
Zs	Γεωγραφικό πλάτος του Standard Meridian	μοίρες	Μετρούμενο
A	Ρυθμός φωτοσύνθεσης	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Εξ. 12,13,15, 29
α	Quantum yield της αφομοίωσης CO ₂ ή της μεταφοράς ηλεκτρονίων	mol mol^{-2}	Εξ. 104
γ	Σταθερά ψυχομετρίας	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	$6.6 \cdot 10^{-4}$
Γ	Γωνία της ημέρας	radians	Εξ. 42
γ^*	Τροποποιημένη σταθερά ψυχομετρίας	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	Εξ. 91
Γ^*	Σημείο αντιστάθμισης του CO ₂	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	Εξ. 9
δ	Ηλιακή απόκλιση	radians	Εξ. 38
ΔS	Παράμετρος εντροπίας		
ΔT_i	Διαφορά T μεταξύ φύλλων και αέρα	$^{\circ}\text{C}$	Εξ. 90
ϵ	LUE του θόλου	$\text{g C (mol APAR)}^{-1}$	
ϵ_{max}	Το μέγιστο ϵ του θόλου	$\text{g C (mol APAR)}^{-1}$	
ϵ_s	Κορεσμένη πίεση υδρατμών	KPa	Εξ. 94
θ	Εμπειρική παράμετρος καμπυλότητας	-	Πίνακας 5
λ	Λανθάνουσα θερμότητα εξάτμισης	kJ mol^{-1}	2.45
λ'	Μήκος κύματος του φωτονίου	m	
M	Θερμότητα που παράγεται λόγω μεταβολικών διεργασιών		
ρ	Συντελεστής ανακλαστικότητας του φύλλου	-	0.15 για PAR 0.8 για NIR
σ	Σταθερά Stefan-Boltzmann	$\text{W m}^{-2} \text{K}^{-1}$	$5.67 \cdot 10^{-8}$
τ	Ατμοσφαιρική διάδοση	-	
φ	Γωνία ζενίθ του ηλίου	radians	Εξ. 37
Ψ	Δυναμικό νερού	MPa	Μετρούμενο

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ακριβής αποτύπωση και υπολογισμός της πρωτογενούς παραγωγικότητας των οικοσυστημάτων είναι θέμα πρωταρχικής σημασίας για την περαιτέρω ανάλυση της λειτουργίας τους και τη συνολική κατανόησή τους. Επιπλέον, η αύξηση της συγκέντρωσης του CO₂ στην ατμόσφαιρα και η συνδεδεμένη με αυτή κλιματική αλλαγή καθιστούν την εκτίμηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας των οικοσυστημάτων, τον τρόπο δηλαδή ανταλλαγής CO₂ μεταξύ οικοσυστήματος και ατμόσφαιρας, αναγκαία.

Η ατμοσφαιρική συγκέντρωση του CO₂ έχει αυξηθεί από τα μέσα του 19^{ου} αιώνα, κυρίως λόγω των ανθρώπινων δραστηριοτήτων και της αλλαγής χρήσης γης (Falkowski *et al.* 2000), με ρυθμό που κυμαίνεται μεταξύ 0.5-3 ppm το χρόνο (Adams and Piovesan 2002). Καθώς η κύρια χερσαία αποθήκη άνθρακα βρίσκεται στα δάση (Falkowski *et al.* 2000), η μεγάλης κλίμακας εκτίμηση της φωτοσύνθεσης είναι μεγάλης σημασίας σε σχέση με την παγκόσμια κλιματική αλλαγή και το πρωτόκολλο του Κυότο. Μια ακριβής εκτίμηση της συνεισφοράς των χερσαίων οικοσυστημάτων στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα αποτελεί μεγάλη πρόκληση, αφού είναι πολύ δύσκολη η απευθείας μέτρηση των δεξαμενών και των ροών άνθρακα σε μεγάλη κλίμακα (Schmid *et al.* 2006).

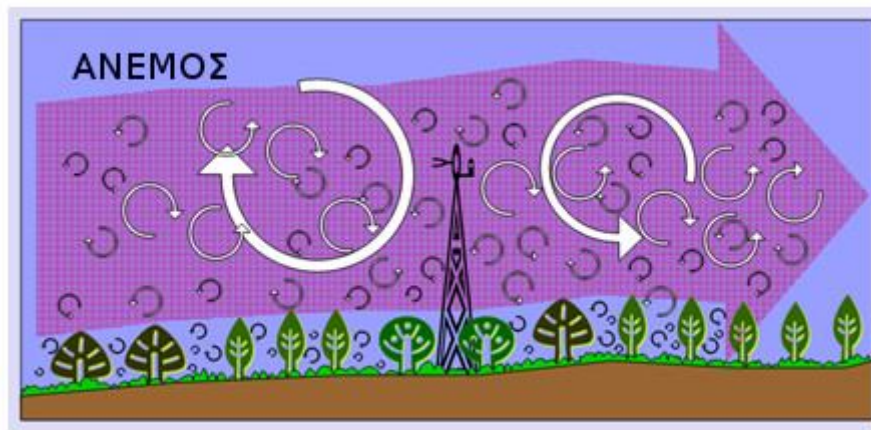
Ενώ η δυναμική των βόρειων, των τροπικών και των εύκρατων οικοσυστημάτων έχει μελετηθεί εκτενώς (Malhi *et al.* 1999, Kimball *et al.* 2000, Xiao 2004, Ichii *et al.* 2005, Schmid *et al.* 2006, Verbeeck *et al.* 2008), σχετικά μικρή προσοχή έχει δοθεί στις ξηρές και ημίξηρες περιοχές, ειδικά από την άποψη της μοντελοποίησης. Επιπλέον, η έρευνα της κλιματικής αλλαγής σε επίπεδο οικοσυστημάτων έχει επικεντρωθεί στη διερεύνηση των επιπτώσεων της αύξησης της συγκέντρωσης του CO₂ και της θερμοκρασίας, ενώ η ξηρασία μπορεί να είναι επίσης σημαντικός, αν όχι κύριος, παράγοντας σε πολλά οικοσυστήματα, όπως αυτά με μεσογειακό κλίμα (Reichstein *et al.* 2002). Τα μεσογειακά οικοσυστήματα συγκαταλέγονται ανάμεσα στα πιο απαιτητικά περιβάλλοντα για την επιβίωση των φυτών, λόγω της ισχυρής εποχιακότητας και ειδικά της περιόδου καλοκαιρινής καταπόνησης, όπου η έλλειψη βροχόπτωσης συμπίπτει με υψηλές θερμοκρασίες και εντάσεις φωτός. Παρόλο που η συνεισφορά τους στον παγκόσμιο κύκλο άνθρακα είναι μικρή, αφού καλύπτουν μόνο το 2.3% της συνολικής επιφάνειας της Γης, χαρακτηρίζονται από εξαιρετικά επίπεδα ενδημισμού των φυτών και υψηλά ποσοστά απώλειας οικοτόπων. Αυτός ο πλούτος βιοποικιλότητας δίνει τη δυνατότητα μελέτης ειδών διαφόρων λειτουργικών ομάδων, που εμφανίζουν ποικιλία μηχανισμών και προσαρμογών

για να ανταπεξέλθουν σε αυτές τις συνθήκες. Επίσης, τα μεσογειακά οικοσυστήματα χαρακτηρίζονται από μωσαϊκά τοπίων που δημιουργήθηκαν από τη μακρά ιστορία των ανθρώπινων δραστηριοτήτων. Αυτά τα χαρακτηριστικά δημιουργούν εξαιρετικά υψηλή χρονική και χωρική ετερογένεια σε αυτά τα οικοσυστήματα, γεγονός που κάνει την έρευνά τους αρκετά πολύπλοκη (Chiesi *et al.* 2007).

Για την εκτίμηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας των οικοσυστημάτων έχουν προταθεί σχετικά λίγες μέθοδοι: η μέθοδος eddy covariance (Baldocchi 2003), η ανάλυση δορυφορικών εικόνων (Pettorelli *et al.* 2005) και η ανάπτυξη μοντέλων παραγωγικότητας των οικοσυστημάτων (Dufrêne *et al.* 2005). Στην ουσία, η ανάλυση δορυφορικών εικόνων παρέχει έναν εναλλακτικό τρόπο εισαγωγής δεδομένων μεγάλης χωρικής και χρονικής κάλυψης για ένα μοντέλο παραγωγικότητας. Συνεπώς, μόνο η μέθοδος eddy covariance μπορεί να θεωρηθεί μια απευθείας μέτρηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Ωστόσο, η μέθοδος eddy covariance έχει σημαντικούς ενδογενείς περιορισμούς που αφορούν τόσο την εφαρμογή της σε μεγάλη κλίμακα (έναν πύργος eddy καλύπτει μια περιοχή περίπου 1-2 km²), όσο και το υψηλό κόστος. Από την άλλη, η μοντελοποίηση παρέχει μια χαμηλού κόστους εναλλακτική μέθοδο για την εκτίμηση της παραγωγικότητας για διάφορες χωρικές (από μεμονωμένα είδη μέχρι παγκόσμια) και χρονικές (λεπτά ως χρόνια) κλίμακες (Raulier *et al.* 1999, Running *et al.* 2004, Dufrêne *et al.* 2005). Επιπλέον, τα μοντέλα μπορούν να χρησιμοποιηθούν εκτός από τον υπολογισμό της παραγωγικότητας και για την εκτίμηση, ποσοτικοποίηση και ερμηνεία των πιθανών αποτελεσμάτων και διαταραχών που οφείλονται στην παγκόσμια κλιματική αλλαγή (Schmid *et al.* 2006).

Μέθοδος eddy covariance

Σύμφωνα με την American Meteorological Society, ως eddy ορίζεται μια «σφαίρα» ροής η οποία βρίσκεται μέσα σε μια μεγαλύτερη ρέουσα ποσότητα και έχει μια τρισδιάστατη δική της δομή και ιστορικό, κατ' αναλογία ενός μορίου σε αέρια μάζα. Η συνολική κίνηση μιας ποσότητας αέρα είναι η συνισταμένη της κίνησης όλων των eddies που περιέχονται σε αυτή (Εικ. 1) και η τεχνική που μελετά τις κινήσεις αυτών των αερίων ονομάζεται eddy covariance.



Εικόνα 1. Η κίνηση μιας αέριας μάζας ως συνισταμένη των κινήσεων όλων των τυρβωδών ροών που περιέχονται σε αυτή.

Το θεωρητικό πλαίσιο για την εφαρμογή της τεχνικής eddy covariance προτάθηκε το 1895 από τον Osborne Reynolds (Baldocchi 2003), παρόλα αυτά η πρώτη μέτρηση ανταλλαγής CO_2 με τη μέθοδο αυτή πραγματοποιήθηκε στις αρχές της δεκαετίας του 1970 (Desjardins, 1974), ενώ η πρώτη μακροχρόνια μέτρηση σε επίπεδο οικοσυστημάτων πραγματοποιήθηκε αρκετά αργότερα (Wofsy *et al.* 1993). Η μεγάλη αυτή καθυστέρηση οφειλόταν στην έλλειψη κατάλληλων οργάνων (Baldocchi 2003).

Η ατμόσφαιρα περιέχει τυρβώδεις ροές ανοδικών και καθοδικών ποσοτήτων αέρα που περιέχουν αέρια όπως το CO_2 . Η τεχνική eddy covariance πραγματοποιεί δειγματοληψία σε αυτές τις ροές για να καθορίσει την καθαρή διαφορά του υλικού που κινείται στη διεπιφάνεια θόλου-ατμόσφαιρας. Στη πράξη, αυτό γίνεται με στατιστική ανάλυση της στιγμιαίας κατακόρυφης πυκνότητας ροής μάζας (του ρυθμού μεταφοράς μάζας σε ένα επίπεδο στην μονάδα του χρόνου ανά μονάδα επιφάνειας). Το αποτέλεσμα αυτής της ανάλυσης είναι μια σχέση που εκφράζει τη μέση πυκνότητα ροής του CO_2 σε κάποιο

Εισαγωγή

χρονικό διάστημα (π.χ. μία ώρα), ως τη συμμεταβολή μεταξύ των διακυμάνσεων της κατακόρυφης ταχύτητας και της αναλογίας ανάμιξης του CO₂ (Εξ. 1)

$$F = \overline{p_a \cdot w'c'}$$

Εξίσωση 1

Όπου

F η ροή του CO₂

p_a η πυκνότητα του αέρα

c η αναλογία μίξης του CO₂

c = p_c/p_a, όπου p_c η πυκνότητα του CO₂

w η κάθετη ταχύτητα

Τα overbar δηλώνουν τις μέσες τιμές και οι τόνοι τις αποκλίσεις από τη μέση τιμή (π.χ. $c' = c - \bar{c}$).

Θετική τιμή του F δηλώνει μεταφορά CO₂ από το θόλο προς την ατμόσφαιρα, ενώ αρνητική το αντίθετο. Η μέτρηση βέβαια της κίνησης των αερίων με την τεχνική eddy covariance είναι πιο πολύπλοκη και βασίζεται σε συστήματα εξισώσεων που περιγράφουν την τρισδιάστατη κίνησή τους.



Εικόνα 2. Χαρακτηριστικά παραδείγματα πύργων eddy.

Η δειγματοληψία και ανάλυση των αερίων γίνεται από αναλυτές που είναι εγκατεστημένοι σε ψηλούς πύργους (eddy towers, Εικ. 2), ώστε να υπέρκεινται του θόλου. Ο βασικός εξοπλισμός ενός πύργου αποτελείται από

- Έναν αναλυτή CO₂
- Ένα ανεμόμετρο υπερήχων

- Ένα αισθητήρα θερμοκρασίας
- Ένα αισθητήρα ακτινοβολίας
- Ένα όργανο μέτρησης της υγρασίας

Σε ευρωπαϊκό και παγκόσμιο επίπεδο έχουν αναπτυχθεί διάφορα δίκτυα πύργων (Baldocchi *et al.* 2001), που καλύπτουν πληθώρα οικοσυστημάτων. Οι τέσσερις παράγοντες στους οποίους οφείλεται η δημοφιλία της μεθόδου, όπως συνοψίστηκαν από τον Baldocchi (2003) είναι οι εξής:

1. Αποτελεί μέθοδο χωρικά κατάλληλη, αφού δίνει τη δυνατότητα εκτίμησης της ανταλλαγής CO₂ σε επίπεδο οικοσυστήματος.
2. Αποτελεί μια απευθείας μέτρηση της ανταλλαγής CO₂ στη διεπιφάνεια ατμόσφαιρας-θόλου.
3. Η περιοχή δειγματοληψίας είναι αρκετά μεγάλη και κυμαίνεται μεταξύ εκατό τετραγωνικών μέτρων και λίγων τετραγωνικών χιλιομέτρων.
4. Η τεχνική είναι ικανή να παρέχει μετρήσεις ανταλλαγής CO₂ για μεγάλο χρονικό φάσμα, το οποίο κυμαίνεται από ώρες μέχρι χρόνια.

Παρόλα τα θετικά της, η τεχνική έχει και πολλούς περιορισμούς, αφού δύναται να εφαρμοστεί κυρίως

1. Όταν οι επιφάνειες του εδάφους είναι επίπεδες
2. Όταν οι μετεωρολογικές συνθήκες είναι σταθερές

Στα αρνητικά θα μπορούσαμε να προσθέσουμε το υψηλό κόστος εγκατάστασης και λειτουργίας των πύργων. Επίσης, οι απευθείας μετρήσεις είναι επαρκείς για την περιγραφή της υφιστάμενης κατάστασης και τη δημιουργία χρονοσειρών δεδομένων, αλλά δεν μπορούν να απαντήσουν σε σενάρια απόκρισης των φυσιολογικών μηχανισμών σε ενδεχόμενες μελλοντικές μεταβολές των περιβαλλοντικών παραμέτρων. Τέλος, η ακτίνα 1-2 km² την οποία καλύπτουν οι μετρήσεις των πύργων είναι σαφώς μεγάλη αλλά, δεδομένου ότι τα οικοσυστήματα αναπτύσσονται σε εκτάσεις πολύ μεγαλύτερες, δεν είναι επαρκής για την αποτύπωση της συνολικής εικόνας των οικοσυστημάτων.

Η αξία της μοντελοποίησης

Η κατανόηση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ της βιόσφαιρας και της ατμόσφαιρας βασίζεται σε περίπλοκα μοντέλα, των οποίων οι παράμετροι είναι δύσκολο να μετρηθούν και παρέχουν προβλέψεις σε κλίμακα μεγαλύτερη από ότι είναι δυνατόν να γίνουν μετρήσεις. Συνεπώς, η κατανόηση μας σχετικά με τις αλληλεπιδράσεις βιόσφαιρας-ατμόσφαιρας είναι μια συλλογή κατά κύριο λόγο ανεπαλήθευτων υποθέσεων για τη μελλοντική κατάσταση της βιόσφαιρας και του κλίματος, διαδικασία η οποία εκφράζεται κυρίως με όρους όπως «δύνητικοί μηχανισμοί αλληλεπιδράσεων» (Moorecroft 2006).

Η μοντελοποίηση των φυσικών διεργασιών είναι μια διαδικασία που ακολουθείται για να ικανοποιήσει ερωτήματα κλιμάκωσης των διεργασιών στο χώρο και το χρόνο.

Σε ό,τι αφορά τις μελέτες ανταλλαγής αερίων μεταξύ βιόσφαιρας και ατμόσφαιρας, τα μοντέλα αποτελούν πολύ εύχρηστα εργαλεία, καθώς δύνανται να καλύψουν μεγάλη χωρική και χρονική κλίμακα. Συγκρινόμενα με τη μέθοδο eddy covariance, η χωρική κάλυψή τους είναι ασύγκριτα μεγαλύτερη, αφού μπορούν θεωρητικά να εφαρμοστούν για όλη την επιφάνεια της Γης, σε αντίθεση με τη μέθοδο eddy covariance, η οποία παρέχει πολύ σημειακή κάλυψη. Σε ό,τι αφορά τη χρονική κάλυψη, δύνανται να παράξουν χρονοσειρές τόσο παρελθοντικών όσο και μελλοντικών αποτελεσμάτων, λαμβάνοντας υπόψη κάθε φορά τα διάφορα σενάρια των επικείμενων αλλαγών. Το τελευταίο είναι ίσως και το δυνατότερο σημείο τους, αφού τα σενάρια των κλιματικών αλλαγών πολλές φορές είναι συγκεχυμένα ή και αντικρουόμενα. Ένα τυπικό παράδειγμα σε αυτή την κατεύθυνση είναι η εξέταση των αποτελεσμάτων της ξηρασίας. Η αυξημένη ξηρασία μπορεί να είναι αποτέλεσμα της μείωσης του συνολικού ετήσιου ποσού βροχόπτωσης, μπορεί όμως να είναι και αποτέλεσμα της διαφορετικής κατανομής του προτύπου βροχόπτωσης, με μεγαλύτερα διαστήματα ξηρασίας κατά τις θερινές περιόδους που διακόπτονται από έντονες βροχοπτώσεις, οι οποίες δημιουργούν ποσότητες νερού που δεν μπορούν να αποθηκευτούν πλήρως στο έδαφος (Rambal and Debussche 1995). Σύμφωνα με σενάρια κλιματικής αλλαγής, είναι πιθανόν οι χειμερινές βροχοπτώσεις να αυξηθούν και οι καλοκαιρινές να μειωθούν (Kalnova and Nemesova 1997). Συνεπώς, για να μελετηθούν τα αποτελέσματα της ξηρασίας στην παραγωγικότητα π.χ., θα πρέπει να εξεταστούν όλα τα πιθανά σενάρια.

Τέλος, η διαδικασία της μοντελοποίησης και ειδικά όταν αυτή γίνεται μέσω της κλιμάκωσης από απλές διεργασίες σε σύνθετες, συμβάλει σε μεγάλο βαθμό στην

κατανόηση της συνολικής λειτουργίας των οικοσυστημάτων, τόσο σε επίπεδο διεργασιών, όσο και αλληλεπιδράσεων. Μπορεί να δώσει απαντήσεις σχετικά με τον τρόπο που μια επιμέρους διεργασία επηρεάζει μια πιο σύνθετη, π.χ. με ποιον τρόπο ο ρυθμός φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου επηρεάζει το ρυθμό φωτοσύνθεσης σε επίπεδο οικοσυστημάτων, ή τον τρόπο με τον οποίο η αλλαγή του προτύπου των βροχοπτώσεων μπορεί να οδηγήσει σε σταδιακή αντικατάσταση ενός τύπου βλάστησης από έναν άλλο.

Επιγραμματικά, θα μπορούσαμε να πούμε ότι τα μοντέλα έχουν ιδιαίτερη αξία για τους εξής τρεις λόγους:

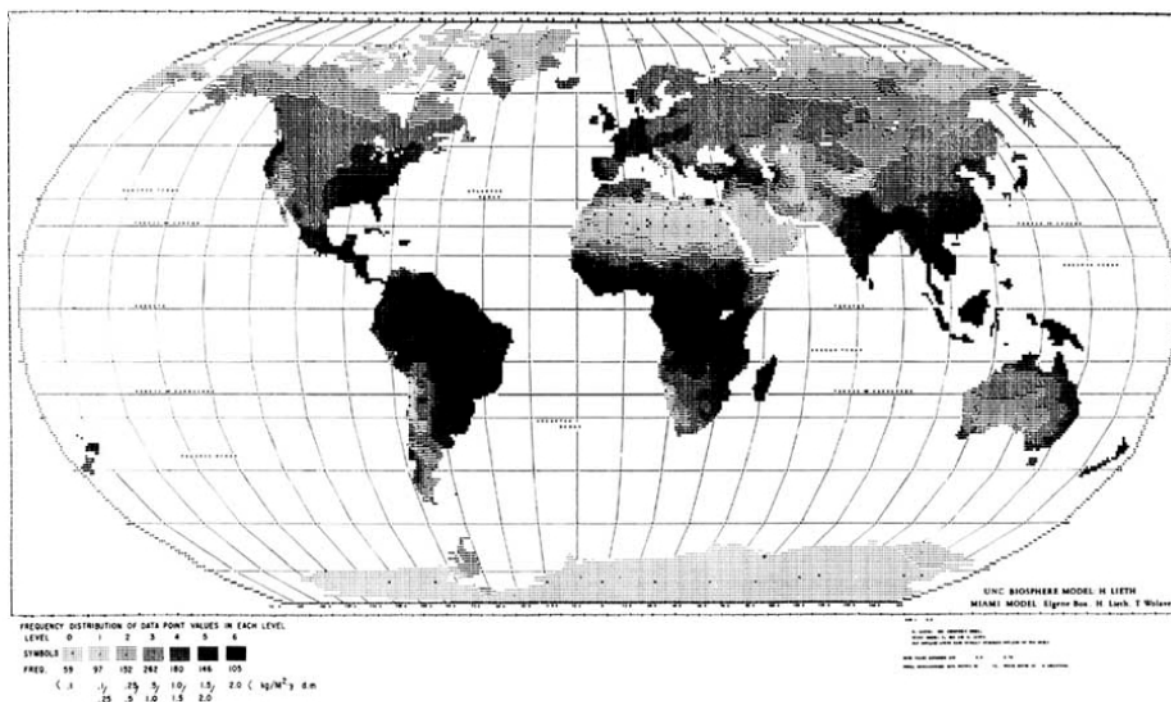
1. Καθιστούν δυνατή την εκτίμηση της συμπεριφοράς των περίπλοκων χερσαίων οικοσυστημάτων, η οποία δεν μπορεί να εξαχθεί με κοινή συλλογιστική (Rykiel, 1996)
2. Μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την κλιμάκωση των αποτελεσμάτων από βραχυπρόθεσμα πειράματα σε μακροπρόθεσμες προβλέψεις (Medlyn *et al.* 1999)
3. Είναι χρήσιμα στην κατανόηση παρατηρούμενων ενδείξεων και στην τοποθέτηση της γνώσης συγκεκριμένων φαινομένων σε ένα ευρύτερο πλαίσιο (Amthor 2001).

Μοντέλα παραγωγικότητας

Ανασκόπηση

Οι πρώτες προσπάθειες μοντελοποίησης της πρωτογενούς παραγωγικότητας έγιναν με σκοπό την επικούρηση της αγροτικής παραγωγής, κυρίως σε φυτά μεγάλης καλλιέργειας και συγκεκριμένα στο βαμβάκι, από διάφορα αμερικάνικα πανεπιστήμια τη δεκαετία του 1960. Μια συγκεντρωτική παρουσίαση όλων αυτών των πρώιμων μοντέλων γίνεται από τον El-Sharkawy (2011). Αυτά τα πρώιμα μοντέλα είχαν ως σκοπό αποκλειστικά την υποβοήθηση της αγροτικής παραγωγής και κανένα από αυτά δεν χρησιμοποιήθηκε για τη μελέτη των κύκλων του άνθρακα σε παγκόσμιο επίπεδο.

Το πρώτο μοντέλο πρωτογενούς παραγωγικότητας σε μεγάλη κλίμακα δημιουργήθηκε το 1975 (Lieth 1975) και χρησιμοποιούσε μια εμπειρική συσχέτιση της ετήσιας παραγωγικότητας με την μέση θερμοκρασία και την ετήσια βροχόπτωση, χωρίς να λαμβάνει υπόψη ούτε την ηλιακή ακτινοβολία, ούτε τη συγκέντρωση του CO₂. Με βάση αυτό το μοντέλο δημιουργήθηκε και ο πρώτος χάρτης της παγκόσμιας παραγωγικότητας (Εικ. 3). Το μοντέλο αυτό, αν και πολύ απλό και αρχέγονο, αποτελεί ακόμη και μέχρι σήμερα σημείο αναφοράς για σύγκριση με άλλα μοντέλα (Alexandrov and Matsunaga 2008).



Εικόνα 3. Ο χάρτης της παγκόσμιας παραγωγικότητας όπως υπολογίστηκε από το μοντέλο MIAMI (Lieth 1975) με βάση τη μέση ετήσια θερμοκρασία και τη βροχόπτωση.

Από το 1975 μέχρι σήμερα έχουν αναπτυχθεί πολλά μοντέλα ποικίλης μεθοδολογίας, δομής και λεπτομέρειας. Τα μοντέλα πρωτογενούς παραγωγικότητας διαφέρουν πολύ ανάμεσά τους σε ό,τι αφορά την πολυπλοκότητά τους και το σκοπό κατασκευής τους. Σε μια ανασκόπηση ανάμεσα σε 17 παγκόσμια μοντέλα παραγωγικότητας, οι Cramer *et al.* (1999) διέκριναν τρεις κατηγορίες μοντέλων:

1. Αυτά που χρησιμοποιούν δορυφορικά δεδομένα ως κύρια πηγή τροφοδότησής τους
2. Αυτά που προσομοιώνουν τις ροές του άνθρακα χρησιμοποιώντας μια καθορισμένη δομή βλάστησης
3. Αυτά που προσομοιώνουν ταυτόχρονα τις ροές άνθρακα και τη δυναμική της βλάστησης

Σύμφωνα με μια άλλη κατηγοριοποίηση (Matsushita 2004) που έχει γίνει, διακρίνονται σε

1. Στατιστικά μοντέλα, τα οποία συσχετίζουν απευθείας την παραγωγικότητα με απλές παραμέτρους, όπως η μέση ετήσια θερμοκρασία, χωρίς να παρέχουν οποιαδήποτε πληροφορία σχετικά με τις διεργασίες.
2. Παραμετρικά μοντέλα, τα οποία χρησιμοποιούν την προσέγγιση της «αποδοτικότητας» (efficiency) για να αναλύσουν την παραγωγικότητα μέσω ανεξαρτήτων παραμέτρων, όπως η ηλιακή ακτινοβολία, ο τρόπος που ο θόλος απορροφά αυτή την ακτινοβολία και η ικανότητα του θόλου για το μετασχηματισμό της απορροφούμενης ακτινοβολίας σε φωτοσυνθετικό προϊόν.
3. Μοντέλα process-based, τα οποία αναλύουν τις διεργασίες σε επίπεδο φύλλου και στη συνέχεια τις ολοκληρώνουν σε επίπεδο θόλου.

Καθεμιά από τις παραπάνω κατηγορίες παρουσιάζει θετικά σημεία, αλλά και αδυναμίες. Τα στατιστικά μοντέλα έχουν ως πλεονέκτημα την απλότητά τους, αλλά πάσχουν ως προς την ικανότητά τους για γενίκευση. Τα παραμετρικά μοντέλα χρησιμοποιούν τα πλεονεκτήματα που παρέχει η παραμετροποίηση με δεδομένα τηλεπισκόπησης, αλλά η χρησιμοποίηση από αυτά εμπειρικών σταθερών τα καθιστά ανίκανα να αποδώσουν μεγάλο μέρος των φυσιολογικών διεργασιών. Τα process-based μοντέλα στηρίζονται στη γνώση των οικοφυσιολογικών διεργασιών, αλλά είναι αρκετά πολύπλοκα στην παραμετροποίησή τους, γεγονός που τα καθιστά δύσχρηστα σε εφαρμογές μεγάλης κλίμακας.

Πίνακας 1. Παρουσίαση των σημαντικότερων μοντέλων παραγωγικότητας και οι βασικές αναφορές τους.

ΜΟΝΤΕΛΟ	ΑΝΑΦΟΡΑ
BIOME-BGC	(Running and Coughlan 1988)
BIOME3	(Haxeltine and Prentice 1996)
C-FIX	(Veroustraete <i>et al.</i> 2002)
CANOAK	(Baldocchi and Harley 1995)
CARAIB 2.1	(Warnant <i>et al.</i> 1994)
CASA	(Potter <i>et al.</i> 1993)
CASTANEA	(Dufřêne <i>et al.</i> 2005)
CBM	(Wang and Leuning 1998)
CENTURY 4.0	(Kirschbaum 2002)
DOLY	(Woodward <i>et al.</i> 1995)
EFISCEN	(Nabuurs <i>et al.</i> 2000)
FBM 2.2	(Kindermann <i>et al.</i> 1993)
FORFLUX	(Nikolov and Zeller 2003)
FORUG	(Verbeeck <i>et al.</i> 2006)
GLOPEM	(Prince 1991)
HRBM 3.0	(Esser and Lautenschlager 1994)
HYBRID 3.0	(Friend 1997)
IBIS	(Foley <i>et al.</i> 1996)
JULES	(Blyth <i>et al.</i> 2006)
KGBM	(Kergoat 1998)
ORCHIDEE	(Krinner <i>et al.</i> 2005)
PnET	(Aber and Federer 1992)
SDBM	(Knorr and Heimann 1995)
SIB2	(Sellers <i>et al.</i> 1996)
SILVAN 2.2	(Kaduk and Heimann 1996)
TEM 4.0	(McGuire <i>et al.</i> 1997)
TRIFFID	(Cox 2001)
TURC	(Ruimy <i>et al.</i> 1996)

Τα μοντέλα που αναφέρθηκαν είναι μεγάλα μοντέλα, συνήθως παγκόσμιας κάλυψης, στα οποία η πρωτογενής παραγωγικότητα είναι ένα τμήμα τους, το οποίο είναι περισσότερο ή λιγότερο λεπτομερές και τα σημαντικότερα από αυτά παρουσιάζονται στον Πίνακα 1. Ο βαθμός της λεπτομέρειας κυμαίνεται από απλές στατιστικές περιγραφές, π.χ. συσχέτιση της ετήσιας παραγωγικότητας με την ετήσια βροχόπτωση (Lieth 1975), μέχρι χρήση αρκετά πολύπλοκων multi-layer μοντέλων (Leuning *et al.* 1995). Τα απλά στατιστικά μοντέλα που συνδέουν την παραγωγικότητα με κάποια μετεωρολογική παράμετρο δεν

περιέχουν καμιά πληροφορία ως προς τη διεργασία και συνεπώς δεν θα μας απασχολήσουν για περαιτέρω ανάλυση.

Οι στρατηγικές μοντελοποίησης των ανταλλαγών CO₂ και H₂O μεταξύ του θόλου και της ατμόσφαιρας χωρίζονται σε δύο κύριες κατηγορίες. Η πρώτη κατηγορία αποτελείται από τα μοντέλα “Bottom-up”, τα οποία χρησιμοποιούν λεπτομερή περιγραφή των φυσιολογικών διεργασιών σε επίπεδο φύλλου και τις κλιμακώνουν στο επίπεδο του θόλου (μοντέλα process-based). Η δεύτερη κατηγορία αποτελείται από τα μοντέλα “Top-down”, τα οποία δεν ασχολούνται με τις επιμέρους διεργασίες σε επίπεδο φύλλου, αλλά θεωρούν το θόλο σαν ενιαίο τμήμα (παραμετρικά μοντέλα) (Houborg *et al.* 2009).

Κατηγορίες μοντέλων παραγωγικότητας ανάλογα με την ακολουθούμενη μεθοδολογία

Μοντέλα Bottom-up ή process based

Σχετικά με τις επιμέρους προσεγγίσεις που έχουν αναπτυχθεί για την κλιμάκωση των φυσιολογικών διεργασιών από το φύλλο στο θόλο, δύο είναι οι κύριες μέθοδοι ολοκλήρωσης που έχουν προταθεί: η μέθοδος Big Leaf, που αναλύει το θόλο σαν να πρόκειται για ένα μεγάλο φύλλο και η μέθοδος Multi layer, που χωρίζει το θόλο σε πολλαπλά τμήματα και αναλύει το καθένα ξεχωριστά. Στις μεθόδους αυτές προστέθηκε αργότερα και μια τρίτη, η μέθοδος Two Big Leaf, η οποία μεθοδολογικά βρίσκεται ανάμεσα στις δύο, όπως εξηγείται αναλυτικά στη συνέχεια.

Μέθοδος Big Leaf

Η μέθοδος Big Leaf (Amthor *et al.* 1994, Lloyd *et al.* 1995, Sellers *et al.* 1992, 1996) είναι μια προσέγγιση που έχει χρησιμοποιηθεί σε μεγάλα μοντέλα. Τα μοντέλα θεωρούν το θόλο σαν ένα μεγάλο φύλλο, λύνουν τις εξισώσεις του ισοζυγίου ενέργειας, αγωγιμότητας των στομάτων και φωτοσύνθεσης για ένα φύλλο και στη συνέχεια ολοκληρώνουν στο θόλο. Το κυριότερο σφάλμα που εισάγεται από τα Big Leaf μοντέλα είναι ότι δεν ξεχωρίζουν τα μέρη του θόλου σε φωτιζόμενα και σκιαζόμενα, αλλά θεωρούν ότι όλα τα φύλλα δέχονται ισόποσα την ακτινοβολία, όπως αυτή μειώνεται εκθετικά μέσα στο θόλο. Η προσέγγιση αυτή, όπως αναλύεται στο αντίστοιχο κεφάλαιο, μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική υπερεκτίμηση του συνολικού ρυθμού φωτοσύνθεσης του θόλου που φτάνει μέχρι και 50%

(De Pury and Farquhar 1997) αφού η εξάρτηση του ρυθμού φωτοσύνθεσης από την ακτινοβολία δεν είναι γραμμική (Spitters *et al.* 1986). Ένα επιπλέον σφάλμα που εισάγεται προκύπτει από τη λύση της εξίσωσης ισοζυγίου ενέργειας του φύλλου (δες παρακάτω), μέσω της οποίας υπολογίζεται η θερμοκρασία του. Τα φωτιζόμενα φύλλα μπορεί να είναι αρκετούς βαθμούς θερμότερα από τα σκιαζόμενα, με αποτέλεσμα ο μη διαχωρισμός τους να οδηγήσει σε ενδεχόμενα σημαντικά σφάλματα στην εκτίμηση του ρυθμού φωτοσύνθεσης και διαπνοής (Wang and Leuning 1998).

Μέθοδος Multi Layer

Τα μοντέλα που χρησιμοποιούν τη μέθοδο Multi Layer (Baldocchi and Wilson 2001, Leuning *et al.* 1995) χωρίζουν το θόλο σε πολλαπλά τμήματα και υπολογίζουν για το κάθε τμήμα τις φωτοσυνθετικές παραμέτρους των φύλλων, τα κλάσματα φύλλων φωτός και φύλλων σκιάς και την ηλιακή ακτινοβολία για το κάθε κλάσμα και κατ' επέκταση το ρυθμό φωτοσύνθεσης και διαπνοής για κάθε στρώμα. Ο τελικός υπολογισμός των ροών του θόλου γίνεται από την άθροιση των επιμέρους ροών των στρωμάτων. Τα μοντέλα multi-layer λόγω της υψηλής παραμετροποίησης και υπολογιστικού κόστους είναι αυτά με τις λιγότερες εφαρμογές.

Μέθοδος Two Big Leaf

Τα μοντέλα που χρησιμοποιούν τη μέθοδο Two Big Leaf (Dai *et al.* 2004, De Pury and Farquhar 1997, Wang and Leuning 1998) αποτελούν μια ενδιάμεση κατάσταση μεταξύ των Big Leaf και των Multi layer μοντέλων. Ο θόλος χωρίζεται σε δύο τμήματα, ένα τμήμα που αποτελείται από τα φύλλα που δέχονται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία και ένα τμήμα που σκιάζεται. Κατά τα άλλα, η μεθοδολογία είναι παρόμοια με τα μοντέλα Big Leaf, αλλά με το διαχωρισμό των τμημάτων καταφέρνουν να διορθώσουν τα σφάλματα που προκύπτουν από τη μη γραμμικότητα των διεργασιών.

Μοντέλα Top-down

Τα μοντέλα Top-down (Running *et al.* 1999, 2004, Xiao 2004, Yuan *et al.* 2007) είναι ευρύτερα γνωστά ως LUE models (LUE=Light Use Efficiency). Βασίζονται στην απλή

παραδοχή ότι η παραγωγικότητα του θόλου υπολογίζεται από τη συνολική απορροφόμενη ακτινοβολία (APAR) πολλαπλασιασμένη με μια παράμετρο μετατροπής (ϵ) της APAR σε φωτοσυνθετικό προϊόν (Monteith, 1972).

$$GPP = \epsilon \cdot APAR = \epsilon \cdot FAPAR \cdot PAR$$

Εξίσωση 2

Όπου

GPP η πρωτογενής παραγωγικότητα του θόλου

PAR η φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία που δέχεται ο θόλος

APAR η PAR που απορροφά ο θόλος

FAPAR το ποσοστό της PAR που απορροφάται από τον θόλο.

Η συγκεκριμένη προσέγγιση είναι πολύ δημοφιλής ανάμεσα σε μεγάλα μοντέλα λόγω της απλότητας της όσον αφορά τις υπολογιστικές της απαιτήσεις, αλλά και της παραμετροποίησης της, αφού η παράμετρος FAPAR μπορεί να υπολογιστεί από ανάλυση δορυφορικών εικόνων (Myneni *et al.* 2002, Xiao 2004, Ruimy *et al.* 1994) γεγονός που καθιστά εύκολη τη χρήση τους σε μεγάλη κλίμακα. Η τιμή της παραμέτρου ϵ καθορίζεται από μια τιμή ϵ_{max} , η οποία είναι χαρακτηριστική του τύπου βλάστησης (Running *et al.* 1999) και η οποία μεταβάλλεται από περιβαλλοντικές παραμέτρους, όπως η θερμοκρασία, η υγρασία και η διαθεσιμότητα του νερού (Xiao 2004).

Τα μοντέλα αυτά έχουν χρησιμοποιηθεί εκτενώς, διότι όχι μόνο είναι αρκετά απλά στην παραμετροποίησή τους αλλά και, καθώς τροφοδοτούνται από δορυφορικά δεδομένα, είναι ικανά να καλύψουν μεγάλο χωρικό και χρονικό εύρος. Ένα από τα δημοφιλέστερα προϊόντα παραγωγικότητας που είναι βασισμένα στην προσέγγιση LUE, είναι αυτό του Modis (MOD17A) της NASA (Running *et al.* 1999, 2004), το οποίο παρέχει χάρτες παραγωγικότητας σε παγκόσμιο επίπεδο.

Αναλυτική παρουσίαση της μεθοδολογίας process based

Λόγω του ότι το μοντέλο που αναπτύσσεται στην παρούσα διατριβή ακολουθεί τη μεθοδολογία process based, τα βασικά χαρακτηριστικά της οποίας αναφέρθηκαν πιο πάνω, θα αναπτυχθούν αναλυτικότερα η δομή και η λειτουργία αυτών των μοντέλων στη συνέχεια. Ένα μοντέλο process based αποτελείται βασικά από ένα υπομοντέλο φυσιολογικών διεργασιών σε επίπεδο φύλλου και μια μέθοδο ολοκλήρωσης των διεργασιών στο θόλο. Η μεθοδολογία που ακολουθείται και τα είδη των μοντέλων που

απαντώνται σε κάθε περίπτωση παρουσιάζονται αναλυτικότερα στη συνέχεια.

Μοντελοποίηση φυσιολογικών διεργασιών σε επίπεδο φύλλου

Το πρώτο βήμα για την ανάπτυξη ενός μοντέλου παραγωγικότητας, στην περίπτωση των process based μοντέλων, είναι η μοντελοποίηση των φυσιολογικών διεργασιών σε επίπεδο φύλλου. Οι δύο κύριες διεργασίες που καθορίζουν την ανταλλαγή ενέργειας και στοιχείων μεταξύ της βιόσφαιρας και της ατμόσφαιρας είναι η φωτοσύνθεση και η διαπνοή.

Μοντέλα φωτοσύνθεσης

Η φωτοσύνθεση είναι η διεργασία κατά την οποία το φύλλο απορροφά CO₂ από την ατμόσφαιρα και μέσω της ηλιακής ενέργειας το μετατρέπει σε οργανική ύλη, ως εκ τούτου υπολογίζεται ως ρυθμός αφομοίωσης CO₂ (CO₂ assimilation). Η συνολική αντίδραση του φαινομένου είναι η εξής



Η μοντελοποίηση του ρυθμού φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου είναι το πρώτο στάδιο στη διαδικασία ανάπτυξης ενός μοντέλου υπολογισμού παραγωγικότητας σε επίπεδο θόλου και κατ' επέκταση οικοσυστήματος.

Τα μοντέλα που έχουν αναπτυχθεί για τον υπολογισμό της φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου χωρίζονται σε δύο κατηγορίες: Τα μηχανιστικά (βιοχημικά) μοντέλα (Collatz *et al.* 1991, 1992, Farquhar *et al.* 1980) και τα εμπειρικά μοντέλα (Johnson and Thornley 1984, Ogren and Evans 1993, Thornley 1998). Και στις δύο περιπτώσεις η βασική φιλοσοφία είναι η μοντελοποίηση της εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από περιβαλλοντικές παραμέτρους και κυρίως από την PAR και τη θερμοκρασία.

Μηχανιστικά μοντέλα

Τα μηχανιστικά ή βιοχημικά μοντέλα χρησιμοποιούν γνωστές από τη φυσιολογία σχέσεις των βιοχημικών διεργασιών του φύλλου και τις αποδίδουν μαθηματικά, με κάποιες θεωρήσεις και απλοποιήσεις.

Το πιο γνωστό μηχανιστικό μοντέλο είναι αυτό των Farquhar *et al.* (1980), το οποίο αποτέλεσε και τη βάση ανάπτυξης των περισσότερων εργασιών μοντελοποίησης και

αποτελεί σημείο αναφοράς. Αρκετά αργότερα αναπτύχθηκαν και άλλα μηχανιστικά μοντέλα, με κυριότερα των Collatz *et al* (1991) για τα C₃ είδη και των Collatz *et al.* (1992) για τα C₄ είδη.

Αν και η παρούσα εργασία αναφέρεται σε εμπειρικό μοντέλο, εντούτοις θα παρουσιαστεί στη συνέχεια το μοντέλο των Farquhar *et al* (1980), ακριβώς επειδή υπήρξε το σημείο αναφοράς σε όλες τις μετέπειτα προσπάθειες μοντελοποίησης της φωτοσύνθεσης.

Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, ο ρυθμός της καθαρής φωτοσύνθεσης (A_{net}) είναι συνάρτηση του ρυθμού καρβοξυλίωσης (V_c), του ρυθμού φωτοαναπνοής (V_o) και της μιτοχονδριακής (σκοτεινής) αναπνοής (R_d). Ο κύκλος της φωτοσυνθετικής αναγωγής του CO₂ (PCR) και ο κύκλος της φωτοαναπνοής (PCO) συνδέονται με ένα κοινό ένζυμο, τη Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase, η οποία είναι γνωστή και ως Rubisco. Στον κύκλο PCO, όταν το ένζυμο καταλύει την αντίδραση της RuBP με ένα mol O₂, απελευθερώνονται 0.5 mol CO₂. Συνεπώς, ο ρυθμός καθαρής φωτοσύνθεσης υπολογίζεται από την εξίσωση

$$A_{net} = V_c - 0.5V_o - R_d \quad \text{Εξίσωση 4}$$

όπου

V_c ο ρυθμός καρβοξυλίωσης

V_o ο ρυθμός φωτοαναπνοής

R_d ο ρυθμός μιτοχονδριακής (σκοτεινής) αναπνοής

Η παράμετρος $V_c - 0.5V_o$ ουσιαστικά μας δίνει το ρυθμό μικτής φωτοσύνθεσης (A_{gross}) για τα C₃ είδη. Η πρωτότυπη εκδοχή του μοντέλου, όπως παρουσιάστηκε από τους Farquhar *et al.* (1980) και συνοψίστηκε σε διάφορες εργασίες (Baldochi and Meyers 1998, De Pury and Farquhar 1997, Medlyn *et al.* 2002) θεωρεί ότι ο ρυθμός φωτοσύνθεσης ελέγχεται από την ποσότητα και τις κινητικές ιδιότητες της Rubisco και το ρυθμό αναγέννησης της RuBP στον κύκλο του Calvin, ο οποίος εξαρτάται από το ρυθμό μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η ποσότητα $V_c - 0.5V_o$ υπολογίζεται συνεπώς ως η μικρότερη τιμή μεταξύ του ρυθμού καρβοξυλίωσης όταν η RuBP είναι κορεσμένη (W_c), διεργασία η οποία περιορίζεται από τη συγκέντρωση της rubisco, και του ρυθμού καρβοξυλίωσης όταν η αναγέννηση της RuBP περιορίζεται από το ρυθμό μεταφοράς ηλεκτρονίων (W_j), διεργασία η οποία περιορίζεται από το φως

$$A_{gross} = \min[W_c, W_j] \quad \text{Εξίσωση 5}$$

Η παράμετρος W_c υπολογίζεται ως

$$W_c = \frac{V_{cmax} (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c \left(1 + \frac{O_i}{K_o}\right)} \quad \text{Εξίσωση 6}$$

όπου

V_{cmax} ο μέγιστος ρυθμός καρβοξυλίωσης όταν η RuBP είναι κορεσμένη

C_i η μερική πίεση του CO_2 στο φύλλο (Pa)

O_i η μερική πίεση του O_2 στο φύλλο (Pa)

Γ^* το σημείο αντιστάθμισης του CO_2

K_o και K_c οι σταθερές Michaelis-Menten για το O_2 και το CO_2 αντίστοιχα

Η παράμετρος W_j υπολογίζεται ως

$$W_j = \frac{J(C_i - \Gamma^*)}{4C_i + 8\Gamma^*} \quad \text{Εξίσωση 7}$$

όπου

J ο ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων

Ο ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων υπολογίζεται ως συνάρτηση της φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας

$$J = \frac{a \cdot PAR}{\sqrt{1 + \frac{a^2 \cdot PAR^2}{J_{max}^2}}} \quad \text{Εξίσωση 8}$$

όπου

a το quantum yield του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων

J_{max} ο μέγιστος ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων

Το σημείο Γ σχετίζεται με το K_c , το K_o και τη δράση της Rubisco ως οξυγενάση

$$\Gamma^* = \frac{K_c V_{omax} O_i}{2K_o V_{cmax}} \quad \text{Εξίσωση 9}$$

όπου V_{omax} ο μέγιστος ρυθμός οξυγόνωσης

Το κλάσμα V_{omax}/V_{cmax} έχει υπολογιστεί ότι ισούται με 0.21 (Farquhar *et al.* 1980)

Οι κύριοι παράγοντες που επηρεάζουν το ρυθμό καρβοξυλίωσης *in vivo* είναι οι εξής:

- Η σχετική μερική πίεση του CO₂ και του O₂ καθορίζουν την κατανομή μεταξύ καρβοξυλίωσης και οξυγόνωσης.
- Το ποσό του ενεργοποιημένου ενζύμου καθορίζει τη μέγιστη ταχύτητα, V_{cmax} (και συνεπώς και V_{omax}).
- Ο ρυθμός αναγέννησης του υποδοχέα RuBP καθορίζει τη συγκέντρωση της ελεύθερης RuBP.

Η αρχική εκδοχή του μοντέλου τροποποιήθηκε στη συνέχεια (Farquhar and Sharkey 1982, Kirschbaum and Farquhar 1984, Harley *et al.* 1992) έτσι ώστε να περιλαμβάνει στις περιοριστικές παραμέτρους και μια τρίτη, την διαθεσιμότητα σε φωσφορικά (W_p). Η παράμετρος W_p υπολογίζεται από την εξίσωση

$$W_p = 3TPU + \frac{V_o}{2} \quad \text{Εξίσωση 10}$$

Όπου TPU (triose phosphate utilization) ο ρυθμός χρησιμοποίησης της φωσφορικής τριόζης.

Η παράμετρος C_i υπολογίζεται από την εξίσωση

$$C_i = C_a - \frac{A}{g_s} \quad \text{Εξίσωση 11}$$

Όπου

C_a η συγκέντρωση του CO₂ στην ατμόσφαιρα

g_s η στοματική αγωγιμότητα του φύλλου

Παρατηρούμε ότι για τον υπολογισμό του C_i εμπλέκεται και η αγωγιμότητα των στομάτων. Για τον υπολογισμό της αγωγιμότητας χρησιμοποιείται ένα επιπλέον μοντέλο, το οποίο αναλύεται σε παρακάτω κεφάλαιο.

Οι πιο σημαντικές παράμετροι στο βιοχημικό μοντέλο είναι οι V_{cmax}, J_{max} και C_i, αφού οι υπόλοιπες υπολογίζονται από γνωστές σχέσεις της κινητικής των ενζύμων. Η παράμετρος V_{cmax} σε ζωντανούς ιστούς δεν μπορεί να μετρηθεί απευθείας, αλλά υπολογίζεται από τη λύση του μοντέλου για μετρημένες τιμές φωτοσύνθεσης (Farquhar *et al.* 1980, Harley *et al.* 1992, Kattge *et al.* 2009). Η βασική θεώρηση που γίνεται είναι ότι σε υψηλή ένταση

φωτός και τιμές C_i μικρότερες από 25 Pa, τα επίπεδα της RuBP είναι κορεσμένα, συνεπώς ο ρυθμός καρβοξυλίωσης είναι ίσος με το W_c . Λύνοντας λοιπόν την εξίσωση 6 για τιμές φωτοσύνθεσης που αντιστοιχούν σε υψηλές εντάσεις φωτός και θεωρώντας ακόμη ότι οι υπόλοιπες παράμετροι της κινητικής των ενζύμων είναι σταθερές, υπολογίζεται η τιμή V_{cmax} .

Για τον υπολογισμό του J_{max} έχουν αναφερθεί τρεις τρόποι: η μέτρηση αφομοίωσης CO_2 (Harley *et al.* 1992), η μέτρηση έκλυσης O_2 σε κορεσμένο CO_2 (Yamasaki *et al.* 2002) και η ανάλυση του φθορισμού της χλωροφύλλης (Niinemets *et al.* 1999).

Κατά τη διαδικασία παραμετροποίησης ενός μηχανιστικού μοντέλου είναι σύνηθες να υπολογίζεται η μια παράμετρος (V_{cmax} ή J_{max}) και κατόπιν η άλλη να υπολογίζεται μέσω εμπειρικών συσχετίσεων της με την πρώτη. Οι παράμετροι J_{max} και V_{cmax} έχουν συσχετιστεί εμπειρικά με διάφορες περιβαλλοντικές παραμέτρους. Από αυτές οι σημαντικότερες είναι η συγκέντρωση του αζώτου (Harley *et al.* 1992, Díaz-Espejo *et al.* 2006, Wright *et al.* 2004, Hikosaka 2004) το πάχος του φύλλου (Wright *et al.* 2004, Hikosaka 2004, Díaz-Espejo *et al.* 2006) και η επάρκεια σε νερό (Vico and Porporato 2008), η ενσωμάτωσή τους δε σε μεγάλα μοντέλα παραγωγικότητας γίνεται είτε με τη χρήση αυτών των εμπειρικών σχέσεων (Harley *et al.* 1992, Medlyn *et al.* 1999), είτε με την απευθείας χρήση εποχιακών τιμών αυτών των παραμέτρων (Díaz-Espejo *et al.* 2006, Verbeeck *et al.* 2008).

Στη βιβλιογραφία αναφέρονται διάφορες σχέσεις μεταξύ J_{max} και V_{cmax} , με κοινό στοιχείο ότι πάντα η μια παράμετρος σχετίζεται γραμμικά με την άλλη με λόγους που κυμαίνονται μεταξύ 1.67 και 2.7 (Leuning 1997, Whitehead *et al.* 2002, De Pury and Farquhar 1997, Verbeeck *et al.* 2008, Medlyn *et al.* 2002, Baldocchi and Wilson 2001).

Όσον αφορά τον προσδιορισμό του Γ^* , αυτός γίνεται από μετρήσεις *in vivo* (Schultz 2003).

Οι παράμετροι του βιοχημικού μοντέλου που επηρεάζονται από τη θερμοκρασία είναι οι V_{cmax} , J_{max} , K_c , K_o και Γ . Μια πολύ καλή σύνοψη της εξάρτησης των παραμέτρων των βιοχημικών μοντέλων από τη θερμοκρασία γίνεται από τους Medlyn *et al.* (2002).

Παρατηρήσεις πάνω στα μηχανιστικά μοντέλα

Τα μηχανιστικά μοντέλα είναι σαφώς πολύ χρήσιμα στην απάντηση ερωτημάτων τόσο μεγάλης κλίμακας (π.χ. εφαρμογή τους σε ένα μεγαλύτερο μοντέλο υπολογισμού

παραγωγικότητας οικοσυστημάτων), όσο και ερωτημάτων που αφορούν τη φυσιολογία του φύλλου, π.χ με ποιον τρόπο κάποιο φυσιολογικό φαινόμενο όπως η μείωση του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων λόγω φωτοαναστολής μπορεί να επηρεάσει το συνολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης του φύλλου.

Άλλωστε, το αρχικό μοντέλο των Farquhar *et al.* (1980) κατασκευάστηκε για να ικανοποιηθεί η απορία ποιος θα ήταν ο ρυθμός φωτοσύνθεσης στην περίπτωση που η αγωγιμότητα των στομάτων μεταβαλλόταν από μια ιδανική κατάσταση σε μια άλλη (Farquhar *et al.* 2001).

Παρόλα αυτά, τα βιοχημικά μοντέλα έχουν πάντα μια υποβόσκουσα εμπειρική φύση. Κατ' αρχάς, οι εξισώσεις που αναφέρονται παραπάνω έχουν κρυμμένες πάρα πολλές απλουστεύσεις και θεωρήσεις. Επίσης, κρίσιμες παράμετροι, όπως ο ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων και η αγωγιμότητα των στομάτων, καθορίζονται εμπειρικά. Με βάση τα παραπάνω τα μηχανιστικά μοντέλα θα μπορούσαν να χαρακτηριστούν επί της ουσίας ημι-εμπειρικά.

Εμπειρικά μοντέλα

Τα εμπειρικά μοντέλα φωτοσύνθεσης βασίζονται στη μαθηματική περιγραφή της εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από περιβαλλοντικές παραμέτρους, με κύριες την PAR και τη θερμοκρασία. Η διαφορά τους με τα μηχανιστικά μοντέλα είναι ότι οι υπολογιστικές πράξεις αφορούν το τελικό αποτέλεσμα και όχι τις επιμέρους διεργασίες, π.χ. αποτυπώνεται μαθηματικά η συνολική εξάρτηση του ρυθμού φωτοσύνθεσης από την PAR, χωρίς να δίνεται βάρος στην αποτύπωση των επιμέρους εξαρτήσεων.

Εξάρτηση από PAR

Η καμπύλη εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από την PAR παρουσιάζει υπερβολική μορφή και είναι ανάλογη της καμπύλης εξάρτησης του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων από την PAR. Γενικά η καμπύλη μπορεί να χωριστεί σε τρία μέρη, ένα αρχικό γραμμικό μέρος, ένα δεύτερο κυρτό και ένα τρίτο κατά το οποίο παρουσιάζει κορεσμό. Τα εμπειρικά μοντέλα βασίστηκαν στην μαθηματική περιγραφή αυτής της σχέσης, με παραμέτρους που έχουν φυσιολογική σημασία. Η αρχική εξίσωση που χρησιμοποιήθηκε για να περιγράψει αυτή τη σχέση ήταν η *rectangular hyperbola* (Εξ. 12)

$$A = \frac{A_{\max} \cdot \alpha \cdot \text{PAR}}{\alpha \cdot \text{PAR} + A_{\max}}$$

Εξίσωση 12

όπου

A ο ρυθμός φωτοσύνθεσης

A_{\max} ο δυναμικά μέγιστος ρυθμός φωτοσύνθεσης, όταν το PAR τείνει στο άπειρο

α το quantum yield της φωτοσύνθεσης (η αρχική κλίση της καμπύλης εξάρτησης A-PAR)

PAR η ηλιακή ακτινοβολία στην επιφάνεια του φύλλου

Η εξίσωση της rectangular hyperbola χρησιμοποιήθηκε αρκετά στο παρελθόν, αλλά γενικά βρέθηκε ότι είναι ανεπαρκής όταν εφαρμόζεται σε πειραματικά δεδομένα (Johnson and Thornley 1984) και επιπλέον οι παράμετροι A_{\max} και α είναι σημαντικά υπερεκτιμημένες σε σχέση με τις πραγματικές τιμές. Η εξίσωση αυτή εξελίχθηκε στη συνέχεια (Johnson and Thornley 1984, Ogren and Evans 1993, Thornley 1998, 2002, Thornley and Johnson 2000) και προέκυψε η non-rectangular hyperbola (Εξ. 13), σύμφωνα με την οποία

$$A = \frac{1}{2\theta} \left[\alpha \cdot \text{PAR} + A_{\max} - \sqrt{(\alpha \cdot \text{PAR} + A_{\max})^2 - 4 \cdot \alpha \cdot \theta \cdot A_{\max} \cdot \text{PAR}} \right]$$

Εξίσωση 13

όπου

A_{\max} , α και PAR όπως παραπάνω

θ μια παράμετρος καμπυλότητας που καθορίζεται εμπειρικά

Για $\theta=0$, η εξίσωση 13 απλοποιείται σε rectangular hyperbola και για $\theta=1$ παίρνει τη μορφή καμπύλης Blackman, αποτελείται δηλαδή ουσιαστικά από δύο γραμμικά μέρη (Εξ. 14)

$$A = \alpha \cdot \text{PAR}, \quad \text{όταν } \text{PAR} \leq A_{\max} / \alpha$$

$$A = A_{\max}, \quad \text{όταν } \text{PAR} > A_{\max} / \alpha$$

Εξίσωση 14

Να σημειωθεί ότι μια καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από την ακτινοβολία θα μπορούσε να περιγραφεί αποτελεσματικά και από πολλές άλλες εξισώσεις. Οι συγκεκριμένες εξισώσεις που προαναφέρθηκαν έχουν το πλεονέκτημα ότι χρησιμοποιούν παραμέτρους που έχουν φυσιολογική ερμηνεία (A_{\max} , α και θ).

Το πλεονέκτημα της non-rectangular hyperbola σε σχέση με την rectangular είναι η εισαγωγή της παραμέτρου θ , που την καθιστά ευέλικτη στην περιγραφή διάφορων μορφών εξάρτησης. Με την εισαγωγή αυτής της παραμέτρου, οι άλλες δύο παράμετροι A_{\max} και α αποκτούν φυσιολογικό νόημα, ενώ στην rectangular hyperbola οι παράμετροι αυτές υπερεκτιμούνται συχνά λόγω της συστηματικής απόκλισης των εφαρμοζόμενων καμπυλών στα πειραματικά δεδομένα (Johnson and Thornley 1984).

Γενικά, όταν το θ τείνει στο μηδέν, η τιμή A_{\max} που υπολογίζεται από την προσομοίωση της non-rectangular hyperbola σε μετρημένες τιμές τείνει να διαφέρει σημαντικά από την πραγματική μέγιστη τιμή φωτοσύνθεσης.

Μια ακόμη καμπύλη που έχει προταθεί, η οποία δεν έχει τύχει ευρείας χρήσης, είναι μια εκθετική (Gomes *et al.* 2006)

$$A = A_{\max} \left[1 - \exp\left(-\frac{\alpha \cdot \text{PAR}}{A_{\max}}\right) \right] \quad \text{Εξίσωση 15}$$

Η καμπύλη που περιγράφεται από την Εξ. 15 δίνει επίσης πολύ καλά αποτελέσματα σε μετρημένες τιμές φωτοσύνθεσης. Το πλεονέκτημά της σε σχέση με τις δύο υπερβολές είναι ότι η τιμή A_{\max} που υπολογίζει είναι πιο κοντά στην πραγματική μέγιστη τιμή της φωτοσύνθεσης. Το μειονέκτημα είναι ότι δεν συμπεριλαμβάνει την παράμετρο καμπυλότητας θ , γεγονός που δεν την καθιστά ευέλικτη.

Να σημειωθεί ότι και τα τρία μοντέλα που περιγράφηκαν δίνουν εξαιρετικές προσομοιώσεις σε μετρημένες τιμές φωτοσύνθεσης όπως έχει αναφερθεί βιβλιογραφικά (Gomes *et al.* 2006), αλλά η χρήση της παραμέτρου θ στην non-rectangular hyperbola προσφέρει σημαντικό πλεονέκτημα σε σχέση με τα άλλα δύο μοντέλα.

Η παράμετρος A_{\max} είναι η σημαντικότερη παράμετρος στα εμπειρικά μοντέλα (Johnson 1996) και συνεπώς αποτελεί την πιο κρίσιμη παράμετρο στη διαδικασία μοντελοποίησης της φωτοσύνθεσης.

Εξάρτηση παραμέτρων από θερμοκρασία

Ενώ στα μηχανιστικά μοντέλα η εξάρτηση από τη θερμοκρασία περιλαμβάνει πολλές παραμέτρους, στα εμπειρικά μοντέλα τρεις είναι οι παράμετροι που δυνητικά μπορεί να επηρεαστούν, το A_{\max} , το α και το θ . Από τις τρεις παραμέτρους πιο έντονα έχει μελετηθεί

η εξάρτηση του A_{\max} από τη θερμοκρασία, με σχέση που περιγράφεται από μια κωδωνοειδή καμπύλη ανάλογη με την καμπύλη εξάρτησης του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων από τη θερμοκρασία (June *et al.* 2004) ενώ οι παράμετροι α και θ δεν φαίνεται να παρουσιάζουν έντονες μεταβολές (Harley *et al.* 1985, Thornley and Johnson 2000).

Εξάρτηση παραμέτρων της non-rectangular hyperbola από περιβαλλοντικές παραμέτρους

Από τις παραμέτρους της non-rectangular hyperbola, αυτή που μεταβάλλεται εντονότερα σε σχέση με περιβαλλοντικές παραμέτρους είναι το A_{\max} (Johnson 1996). Σε ό,τι αφορά τις φυσιολογικές παραμέτρους, το A_{\max} φαίνεται να επηρεάζεται εντονότερα από τη συγκέντρωση του αζώτου. Η εξάρτηση του A_{\max} από τη συγκέντρωση του αζώτου είναι ένα θέμα που έχει απασχολήσει αρκετά τη βιβλιογραφία και πλέον είναι αρκετά καλά τεκμηριωμένο ότι το A_{\max} παρουσιάζει θετική συσχέτιση με τη συγκέντρωση του αζώτου (Alt 2000, Field and Mooney 1986, Evans 1989, Gulias *et al.* 2003, Kull and Niinemets 1998, Reich *et al.* 1997, 1994, Ripullone *et al.* 2003). Η φυσιολογική βάση αυτής της συσχέτισης μπορεί να αποδοθεί στο μεγάλο ποσοστό του αζώτου του φύλλου (μέχρι και 75%) που βρίσκεται στην φωτοσυνθετική συσκευή (Field and Mooney 1986).

Ο δείκτης ξηροφυλλίας (LMA) αποτελεί μια παράμετρο που εκφράζει το συμπαγές του φύλλου και έχει βρεθεί ότι παρουσιάζει αρνητική συσχέτιση με το ρυθμό φωτοσύνθεσης (Hikosaka 2004, Reich *et al.* 1997, 1998, Raulier *et al.* 1999). Η αρνητική συσχέτιση αυτή έχει αποδοθεί στη μείωση της μεσοφυλλικής συγκέντρωσης του CO_2 στα είδη με υψηλό LMA, λόγω των μικρών μεσοκυττάρων χώρων.

Η μείωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης σε καταστάσεις έλλειψης νερού έχει μελετηθεί εκτενώς. Η μείωση αυτή προκύπτει από συνδυασμό στοματικών και βιοχημικών φαινομένων, με κυριότερες τη μείωση της αγωγιμότητας των στομάτων και συνεπώς τη μείωση της συγκέντρωσης του CO_2 στα μέρη της καρβοξυλίωσης και την αναστολή του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων και της φωσφορυλίωσης (Larcher 2002, Tezara *et al.* 1999, Berkowitz 1998, Lawlor and Cornic, 2002).

Από τις άλλες δύο παραμέτρους της non-rectangular hyperbola, α και θ , δεν υπάρχει ανάλογος όγκος μελετών συσχέτισής τους με περιβαλλοντικές παραμέτρους και γενικά εισάγονται στα μοντέλα ως σταθερές. Όσον αφορά το α , υπάρχουν κάποιες προσπάθειες

συσχέτισής του με τις ίδιες παραμέτρους που σχετίζεται το A_{\max} (Peri *et al.* 2005).

Η παράμετρος θ , αν και έχει αναφερθεί ότι σχετίζεται με την εσωτερική αντίσταση του φύλλου στη διάχυση CO_2 (Thornley 1998, Johnson and Thornley 1984), εντούτοις καθορίζεται πάντα εμπειρικά και το εύρος τιμών που συνήθως απαντάται είναι μεταξύ 0.5 και 0.9 (Thornley 2002).

Σύγκριση εμπειρικών και μηχανιστικών μοντέλων

Η επιλογή της χρήσης ενός εμπειρικού ή ενός μηχανιστικού μοντέλου εξαρτάται από τις ανάγκες του εκάστοτε μελετητή και των ερωτημάτων που θέλει να απαντήσει. Για παράδειγμα, αν θέλουμε να μελετήσουμε την παραγωγικότητα ενός οικοσυστήματος, ένα εμπειρικό μοντέλο είναι αρκετό και ενδεχομένως πιο εύχρηστο, ως πιο απλό στην παραμετροποίησή του. Αν από την άλλη θέλουμε να μελετήσουμε επιμέρους φαινόμενα εξάρτησης συγκεκριμένων βιοχημικών παραμέτρων από περιβαλλοντικές και τον τρόπο που αυτές επηρεάζουν τελικά το συνολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης, π.χ τον τρόπο που η φωτοαναστολή σε επίπεδο φύλλου επηρεάζει τη συνολική παραγωγικότητα του θόλου (Werner *et al.* 2001) ένα μηχανιστικό μοντέλο είναι προτιμότερο. Βέβαια, οι ενστάσεις που θα μπορούσαν να διατυπωθούν στη δεύτερη περίπτωση είναι ότι ακόμη και τα μηχανιστικά μοντέλα χρησιμοποιούν αρκετές παραδοχές καθώς επίσης και ότι το σύνολο των διεργασιών δεν έχει αποτυπωθεί πλήρως. Μια τέτοια μελετητική προσέγγιση ενδεχομένως δεν είναι πλήρως ασφαλής, με την έννοια ότι μπορεί να εισάγει σφάλματα. Ανάλογα με τη έρευνα που πραγματοποιείται, η εκτενής παραμετροποίηση μάλλον δεν είναι απαραίτητη, αφού τα φαινόμενα που λαμβάνουν μέρος στις διεργασίες σε επίπεδο φύλλου ίσως εξαλείφονται κατά την κλιμάκωση στο χώρο και το χρόνο (Song and Woodcock 2003). Σε μια μελέτη σύγκρισης εμπειρικών και μηχανιστικών μοντέλων σε επίπεδο φύλλου σε 11 είδη (Gao *et al.* 2004) δεν βρέθηκε πλεονέκτημα των μηχανιστικών σε σχέση με τα εμπειρικά.

Ο τρόπος παραμετροποίησης των μηχανιστικών μοντέλων γίνεται είτε μέσω εμπειρικών σχέσεων εξάρτησης των παραμέτρων V_{cmax} και J_{max} από οικοφυσιολογικές παραμέτρους (Medlyn *et al.* 1999) είτε από χρήση μετρημένων εποχιακών τιμών τους (Verbeeck *et al.* 2008). Κατά την παραμετροποίηση των εμπειρικών μοντέλων ακολουθείται η ίδια διαδικασία.

Αγωγιμότητα στομάτων

Η αγωγιμότητα των στομάτων είναι μια πολύ κρίσιμη παράμετρος στις φυσιολογικές διεργασίες του φύλλου, αφού ελέγχει ταυτόχρονα τις διαδικασίες της φωτοσύνθεσης και της διαπνοής. Ειδικά στα μηχανιστικά μοντέλα είναι απαραίτητη παράμετρος για τον υπολογισμό του C_i και συνεπώς του ρυθμού φωτοσύνθεσης, ενώ στα εμπειρικά μοντέλα εισάγεται εμμέσως, κυρίως λόγω της επίδρασής της στη θερμοκρασία του φύλλου μέσω της διαπνοής (δες παρακάτω).

Ο τρόπος ρύθμισης της αγωγιμότητας των στομάτων έχει περιγραφεί εκτενώς, παρόλο που η διαδικασία είναι αρκετά πολύπλοκη και υπάρχουν κενά στην κατανόηση της συνεισφοράς των επιμέρους μηχανισμών ρύθμισης (Whitehead 1998). Η στοματική αγωγιμότητα παρουσιάζει ισχυρή συσχέτιση με το ρυθμό φωτοσύνθεσης (Aphalo and Jarvis 1991, Buckley *et al.* 2003, Wong *et al.* 1979) συνεπώς οι περιβαλλοντικές παράμετροι που επηρεάζουν το ρυθμό φωτοσύνθεσης μπορούμε να θεωρήσουμε ότι επηρεάζουν και την αγωγιμότητα των στομάτων. Γενικά, η αγωγιμότητα των στομάτων έχει βρεθεί ότι επηρεάζεται από τη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας (στις περισσότερες περιπτώσεις εκφρασμένη ως VPD), τη θερμοκρασία, την απορροφώμενη ακτινοβολία και τη συγκέντρωση CO_2 (Aphalo and Jarvis 1991, Lange *et al.* 1971, Jarvis 1976, Tuzet *et al.* 2003). Επίσης, η στοματική αγωγιμότητα εξαρτάται από τη σπαργή των επιδερμικών και καταφρακτικών κυττάρων (Mencuccini *et al.* 2000, Wu *et al.* 1985). Η αγωγιμότητα των στομάτων βιβλιογραφικά μπορεί να αναφέρεται είτε στην αγωγιμότητα στο CO_2 είτε στην αγωγιμότητα στο H_2O . Οι δύο αυτές ποσότητες είναι ανάλογες, με σχέση που εκφράζεται ως

$$g_{CO_2} = 1.6 \cdot g_{H_2O}$$

Εξίσωση 16

Ο συντελεστής 1.6 εκφράζει το λόγο των συντελεστών διάχυσης του CO_2 και του H_2O στον αέρα (Whitehead 1998). Λόγω του ότι το μοντέλο που αναπτύσσεται στην παρούσα διατριβή είναι εμπειρικό και η αγωγιμότητα των στομάτων στο CO_2 δεν εισάγεται στον υπολογισμό του ρυθμού φωτοσύνθεσης, αλλά μόνο στον υπολογισμό της διαπνοής, στο εξής με τον όρο αγωγιμότητα στομάτων εννοούμε την αγωγιμότητα των στομάτων στο H_2O .

Μοντέλα αγωγιμότητας

Σε μια πρόσφατη ανασκόπηση της μέχρι τώρα γνώσης σχετικά με τον τρόπο που οι περιβαλλοντικοί παράγοντες επηρεάζουν τη στοματική αγωγιμότητα, καταμετρήθηκαν 35 μοντέλα στοματικής αγωγιμότητας (Damour *et al.* 2010). Τα μοντέλα αγωγιμότητας στομάτων που συναντούνται με μεγαλύτερη συχνότητα και ταυτόχρονα αυτά που υπήρξαν οδηγοί για την κατηγοριοποίηση των υπολοίπων είναι τα εξής δύο: α) το μοντέλο των Ball *et al.* (1987), το οποίο απαντάται κυρίως με την τροποποιημένη του μορφή (Leuning 1995) και β) το μοντέλο του Jarvis (1976).

Το μοντέλο των Ball *et al.* (1987), όπως αυτό τροποποιείται από τον Leuning (1995), θεωρείται ημι-εμπειρικό και βασίζεται στην ισχυρή συσχέτιση που παρουσιάζει ο ρυθμός φωτοσύνθεσης με την αγωγιμότητα των στομάτων. Η αγωγιμότητα των στομάτων υπολογίζεται από την εξίσωση

$$g_s = g_0 + \frac{a' \cdot A}{(c_s - \Gamma^*) \cdot \left(1 + \frac{VPD_s}{D_{s0}}\right)} \quad \text{Εξίσωση 17}$$

Όπου

g_s η αγωγιμότητα των στομάτων

g_0 η αγωγιμότητα των στομάτων όταν το A τείνει στο 0

c_s Η συγκέντρωση CO_2 στην επιφάνεια του φύλλου

Γ^* το σημείο αντιστάθμισης του CO_2

VPD_s το VPD στην επιφάνεια του φύλλου

D_{s0} μια παράμετρος ευαισθησίας των στομάτων στο VPD_s

a' μια εμπειρική παράμετρος που σχετίζεται με την εσωτερική συγκέντρωση CO_2 στο φύλλο

A ο ρυθμός φωτοσύνθεσης

Παρατηρώντας την Εξ. 17 βλέπουμε ότι εμπεριέχει την παράμετρο A για τον υπολογισμό της αγωγιμότητας των στομάτων. Από την άλλη, η αγωγιμότητα των στομάτων είναι απαραίτητη παράμετρος για τον υπολογισμό του ρυθμού φωτοσύνθεσης, αφού εισάγεται στην εξίσωση υπολογισμού της C_i (Εξ. 12). Τα μοντέλα που χρησιμοποιούν αυτή την προσέγγιση έχουν ονομαστεί *coupled models* και για τον υπολογισμό των δύο παραμέτρων (φωτοσύνθεσης-αγωγιμότητας) οδηγούμαστε στη λογική λύσης συστήματος πολλαπλών

εξισώσεων (Baldochi 1994, Nikolov 1995).

Το μοντέλο του Jarvis (1976) ακολουθεί μια διαφορετική φιλοσοφία. Θεωρεί μια μέγιστη αγωγιμότητα στομάτων για κάθε μελετούμενο είδος, η οποία μειώνεται εκατοστιαία από διάφορες περιβαλλοντικές παραμέτρους (ακτινοβολία, θερμοκρασία, VPD κτλ). Η αγωγιμότητα των στομάτων υπολογίζεται από την εξίσωση

$$g_s = g_{\max} \cdot f_1(Q), f_2(T), f_3(D), \dots \text{etc} \quad \text{Εξίσωση 18}$$

Όπου

g_{\max} η μέγιστη αγωγιμότητα των στομάτων για κάθε είδος

$f(x)$ η εκατοστιαία μείωση του g_{\max} από την αντίστοιχη περιβαλλοντική παράμετρο

Το μοντέλο του Jarvis υπολογίζει την επίδραση κάθε παραμέτρου στην αγωγιμότητα των στομάτων ξεχωριστά και εξάγει το τελικό αποτέλεσμα που είναι η συνισταμένη της επίδρασης όλων των παραμέτρων. Ωστόσο το μοντέλο αυτό δεν μπορεί να θεωρηθεί μηχανιστικό, αφού οι μηχανισμοί επίδρασης των παραμέτρων αυτών στην αγωγιμότητα καθορίζονται πάντα εμπειρικά και είναι ειδοεξαρτώμενοι (Whitehead 1998).

Άλλα είδη αγωγιμότητας

Εκτός από την αγωγιμότητα των στομάτων, στο φύλλο απαντώνται άλλα δύο είδη αγωγιμότητας, που σε συνδυασμό με τη στοματική αγωγιμότητα καθορίζουν τελικά τη συνολική αγωγιμότητα του φύλλου. Πρόκειται για την αγωγιμότητα του οριακού στρώματος (g_b) και τη αεροδυναμική αγωγιμότητα (g_a). Στη λύση της εξίσωσης ισοζυγίου ενέργειας για τον υπολογισμό της θερμοκρασίας του φύλλου, αλλά και της διαπνοής (βλέπε παρακάτω), η συνολική αγωγιμότητα του φύλλου για το H_2O (g_w) είναι συνισταμένη των τριών.

$$g_w^{-1} = g_s^{-1} + g_b^{-1} + g_a^{-1} \quad \text{Εξίσωση 19}$$

Ισοζύγιο ενέργειας φύλλου - Θερμοκρασία φύλλου - Διαπνοή

Ένας από τους σημαντικότερους νόμους στην ανάλυση της αλληλεπίδρασης οργανισμών-περιβάλλοντος είναι ο νόμος της διατήρησης της ενέργειας.

$$R_n + M - H - \lambda E = G \quad \text{Εξίσωση 20}$$

Όπου

R_n η καθαρή απορροφώμενη ακτινοβολία από την επιφάνεια

M η θερμότητα που παράγεται λόγω μεταβολικών διεργασιών

H ο ρυθμός απώλειας της αισθητής θερμότητας

λE ο ρυθμός απώλειας της λανθάνουσας θερμότητας

G ο ρυθμός αποθήκευσης ενέργειας στο έδαφος και τη βλάστηση

Στην περίπτωση των χερσαίων οικοσυστημάτων η λύση της εξίσωσης ισοζυγίου ενέργειας είναι απαραίτητη για τον υπολογισμό της συνολικής διαπνοής.

Η διαπνοή είναι επίσης πολύ σημαντική διεργασία, γιατί αφενός ελέγχει τη ροή H_2O μεταξύ των οικοσυστημάτων και της ατμόσφαιρας και αφετέρου τη θερμοκρασία του φύλλου και κατ' επέκταση του θόλου, η οποία είναι μια κρίσιμη παράμετρος για τον υπολογισμό του ρυθμού φωτοσύνθεσης.

Μοντέλα διαπνοής

Η πιο διαδεδομένη εξίσωση υπολογισμού της διαπνοής του φύλλου είναι των Penman-Monteith, σύμφωνα με τη οποία η διαπνοή εξαρτάται από την συνολική ενέργεια που απορροφάται και από την αντίσταση που παρουσιάζει η επιφάνεια, η οποία στην περίπτωση του φύλλου εξαρτάται από την αγωγιμότητα των στομάτων. Ο υπολογισμός του ρυθμού διαπνοής προκύπτει από τη λύση της εξίσωσης ισοζυγίου ενέργειας του φύλλου (Monteith 1965). Αν η αποθήκευση και η παραγωγή θερμότητας λόγω μεταβολικών διεργασιών θεωρηθούν αμελητέες, το ενεργειακό φορτίο του φύλλου καθορίζεται από την εξίσωση

$$R_{abs} - L_{oe} - H - \lambda E = R_{abs} - \epsilon \sigma T_L^4 - c_p g_{ha} (T_L - T_{air}) - \lambda g_v \frac{\epsilon_s(T_L) - \epsilon_a}{p_a} = 0 \quad \text{Εξίσωση 21}$$

όπου

R_{abs} η συνολική απορροφώμενη ακτινοβολία από το φύλλο

L_{oe} η εκπεμπόμενη θερμική ενέργεια

H η απώλεια αισθητής θερμότητας

λE η απώλεια λανθάνουσας θερμότητας

Εισαγωγή

e ο συντελεστής εκπομπής (emissivity) της επιφάνειας

σ η σταθερά Stefan-Boltzmann

T_L η θερμοκρασία του φύλλου

T_{air} η θερμοκρασία του αέρα

c_p η ειδική θερμοκρασία του αέρα σε σταθερή πίεση

g_{ha} η αγωγιμότητα του οριακού στρώματος για τη θερμότητα

$e_s(T_L)$ η κορεσμένη πίεση των υδρατμών στη θερμοκρασία του φύλλου

e_a η πίεση των υδρατμών του αέρα

p_a η ατμοσφαιρική πίεση

Η ποσότητα $R_{abs} - e\sigma T_L^4$ συναντάται μερικές φορές και ως R_n (Net radiation), αφού η ποσότητα $e\sigma T_L^4$ είναι ουσιαστικά η θερμική ακτινοβολία που εκπέμπεται από την επιφάνεια.

Από τη λύση της παραπάνω εξίσωσης, εξάγεται η διάσημη εξίσωση Penman-Monteith (Monteith, 1965) για τον υπολογισμό της διαπνοής του φύλλου, αλλά και της θερμοκρασίας του φύλλου.

Η διαπνοή σε επίπεδο φύλλου σύμφωνα με την εξίσωση Penman-Monteith είναι

$$E_{leaf} = \frac{s(R_{abs} - e_f \sigma T_a^4) / \lambda + \gamma^* g_w VPD_a}{s + \gamma^*} \quad \text{Εξίσωση 22}$$

Όπου

E_{leaf} ο ρυθμός διαπνοής του φύλλου

s η κλίση της καμπύλης εξάρτησης του VPD_a σε σχέση με τη θερμοκρασία

λ η λανθάνουσα θερμότητα εξάτμισης

VPD_a το VPD της ατμόσφαιρας

g_w η αγωγιμότητα των στομάτων για το H_2O

γ^* η τροποποιημένη σταθερά ψυχομετρίας (δες παρακάτω)

Στην περίπτωση που είναι γνωστή η θερμοκρασία στην επιφάνεια του φύλλου, η εξίσωση 22 απλοποιείται σε

$$E_{leaf} = g_s \cdot VPD_s \quad \text{Εξίσωση 23}$$

Όπου g_s η αγωγιμότητα των στομάτων

VPD_s το VPD στην επιφάνεια του φύλλου

Η παραπάνω εξίσωση (Εξ. 23) βέβαια συνήθως δεν είναι πολύ χρήσιμη, αφού η θερμοκρασία στην επιφάνεια του φύλλου και συνεπώς η κορεσμένη τάση ατμών στην επιφάνειά του δεν είναι γνωστή.

Θερμοκρασία φύλλου

Η θερμοκρασία του φύλλου είναι απαραίτητη για τον υπολογισμό τόσο του ρυθμού φωτοσύνθεσης όσο και του ρυθμού διαπνοής. Η θερμοκρασία των φύλλων διαφοροποιείται αρκετά από τη θερμοκρασία του αέρα, ειδικά στα φύλλα τα οποία δέχονται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία και μπορεί να είναι είτε αρκετούς βαθμούς χαμηλότερη σε περιπτώσεις που το φύλλο διαπνέει έντονα, είτε υψηλότερη, ειδικά σε περιπτώσεις υδατικής καταπόνησης, κατά την οποία το φύλλο κλείνει τα στόματά του (Sharkey 2005, Angelopoulos *et al.* 1996, Schultz 2003). Σε αρκετά μοντέλα για λόγους απλοποίησης θεωρείται ίση με τη θερμοκρασία του αέρα (Magnani *et al.* 1998, Wang *et al.* 2007, Hansen *et al.* 2002), ωστόσο αυτές οι απλοποιήσεις αναφέρονται στη συνολική θερμοκρασία του θόλου και τα σφάλματα που εισάγουν μπορεί να είναι μικρά, ειδικά στις περιπτώσεις μεγάλων θόλων, στους οποίους το μεγαλύτερο ποσοστό των φύλλων σκιάζεται κατά το μεγαλύτερο μέρος της ημέρας. Η θερμοκρασία του φύλλου υπολογίζεται από την εξίσωση

$$T_L = T_a + \frac{R_{abs} - e_f \sigma T_a^4 - \lambda g_w \frac{VPD_a}{P_a}}{c_p g_{hr} + \lambda s g_w} \quad \text{Εξίσωση 24}$$

Οι παραπάνω εξισώσεις μετασχηματίζονται με κατάλληλες τροποποιήσεις ώστε να υπολογίζουν τη θερμοκρασία και τη συνολική διαπνοή ολόκληρου του θόλου. Ο τρόπος μετασχηματισμού αναλύεται στο αντίστοιχο κεφάλαιο.

Κλιμάκωση από το φύλλο στο θόλο

Απορρόφηση ακτινοβολίας

Η σωστή αποτύπωση της κατανομής της ηλιακής ακτινοβολίας στο θόλο και της απορρόφησής της είναι από τα σημαντικότερα στάδια στην ανάπτυξη ενός μοντέλου παραγωγικότητας. Η πρώτη προσπάθεια μαθηματικής μοντελοποίησης της φωτοσύνθεσης σε επίπεδο θόλου έγινε από τους Ιάπωνες Monsi και Saeki σε μια εργασία που δημοσιεύτηκε στα γερμανικά (Monsi and Saeki 1953) και επαναδημοσιεύτηκε μεταφρασμένη αρκετά αργότερα (Monsi and Saeki 2005). Η εργασία αυτή θεμελίωσε τη μετέπειτα προσπάθεια μοντελοποίησης της φωτοσύνθεσης σε επίπεδο θόλου και εισήγαγε για πρώτη φορά τον υπολογισμό της διακύμανσης της ηλιακής ακτινοβολίας στο θόλο με μια εξίσωση ανάλογη του νόμου των Beer-Lambert για τη μείωση της ακτινοβολίας σε υγρό μέσο. Η μείωση της ηλιακής ακτινοβολίας μέσα στο θόλο υπολογίζεται ως

$$I = I_0 \cdot e^{-K \cdot L}$$

Εξίσωση 25

όπου

I_0 η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας έξω από το θόλο

I η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας σε βάθος L στο θόλο

L το υπερκείμενο LAI στο τμήμα του θόλου στο οποίο αναφερόμαστε

K ο συντελεστής απόσβεσης της ηλιακής ακτινοβολίας

Η απλή αυτή εκδοχή του νόμου Beer-Lambert δεν είναι επαρκής για να περιγράψει ακριβώς τον τρόπο κατανομής της ακτινοβολίας μέσα σε ένα θόλο (Wang 2003, Wang and Jarvis 1990), ωστόσο αποτέλεσε τη βάση για όλες τις μετέπειτα εργασίες μοντελοποίησης. Για την κατανομή της ακτινοβολίας στο θόλο έχουν αναπτυχθεί διάφορα μοντέλα που ποικίλουν στον τρόπο περιγραφής του θόλου και στη λεπτομέρεια που χρησιμοποιούν. Μερικά από αυτά είναι πολύ εξεζητημένα και παρέχουν μεγάλη ανάλυση σχετικά με την τρισδιάστατη αρχιτεκτονική του θόλου και την κατανομή της ακτινοβολίας (Cescatti 1997, Myneni 1991, Shabanov *et al.* 2000). Ωστόσο, λόγω των πολύ υψηλών απαιτήσεών τους ως προς την παραμετροποίηση, κανένα από αυτά τα μοντέλα δεν έχει χρησιμοποιηθεί σε κάποιο μεγάλο μοντέλο παραγωγικότητας. Τα μοντέλα κατανομής της ακτινοβολίας που έχουν χρησιμοποιηθεί από μεγάλα μοντέλα παραγωγικότητας για τον υπολογισμό της

ακτινοβολίας στο θόλο είναι τα εξής:

1. Η προσέγγιση two-stream (Meador and Weaver 1980, Sellers 1985)
2. Το μοντέλο του Goudriaan (De Pury and Farquhar 1997, Goudriaan 1977)
3. Η εκδοχή του νόμου Beer-Lambert, με χωρισμό απευθείας και διάχυτης ακτινοβολίας (Campbell and Norman 1998)

Σε μια συγκριτική μελέτη των παραπάνω προσεγγίσεων (Wang 2003), βρέθηκε ότι και οι τρεις υπολογίζουν ικανοποιητικά την απορρόφηση της ορατής ακτινοβολίας από το θόλο χωρίς μεγάλες διαφορές μεταξύ τους, ενώ η τρίτη προσέγγιση παρουσιάζει σημαντικό σφάλμα στον υπολογισμό της NIR ακτινοβολίας.

Η ηλιακή ακτινοβολία χωρίζεται σε τρία μέρη, την υπεριώδη, την ορατή ή φωτοσυνθετικά ενεργή, και την υπέρυθη (περισσότερες λεπτομέρειες στο αντίστοιχο κεφάλαιο). Το φύλλο και κατ' επέκταση ο θόλος απορροφά την ορατή και την υπέρυθη, με διαφορετικό τρόπο όμως την καθεμία, ενώ ταυτόχρονα εκπέμπει θερμική ακτινοβολία. Από τις παραπάνω ακτινοβολίες, σημαντικότερη για τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης είναι η φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία, αφού επηρεάζει άμεσα το ρυθμό ροής ηλεκτρονίων, ενώ οι η υπέρυθη και η θερμική επηρεάζουν έμμεσα τη διαδικασία, κυρίως μέσω της επίδρασής στη θερμοκρασία του φύλλου. Ταυτόχρονα, ο σωστός υπολογισμός της απορρόφησης της ηλιακής ακτινοβολίας από το θόλο είναι σημαντικός πέρα από τον υπολογισμό της φωτοσύνθεσης και για τον υπολογισμό της συνολικής διαπνοής.

Δείκτης φυλλικής επιφάνειας (Leaf Area Index, LAI)

Ο δείκτης φυλλικής επιφάνειας, ο οποίος στο εξής θα αναφέρεται ως LAI, είναι ένας από τους πιο βασικούς δείκτες στην οικοφυσιολογική έρευνα. Ορίζεται ως η μισή από τη συνολική επιφάνεια του φυλλώματος (επιφάνεια της μίας πλευράς) ανά μονάδα επιφάνειας υποκείμενου εδάφους (Bréda 2003, Campbell and Norman 1998, Chen 1991, Ross 2000). Ως συνολική επιφάνεια ορίζεται η επιφάνεια και των δύο πλευρών του φύλλου. Ουσιαστικά ο δείκτης LAI εκφράζει την επιφάνεια των φύλλων ανά μονάδα επιφάνειας του υποκείμενου εδάφους.

Ο LAI καθορίζει το μικροκλίμα το θόλου, την απορρόφηση της ακτινοβολίας, τις ανταλλαγές νερού και διοξειδίου του άνθρακα και συνεπώς είναι ένας από τους παράγοντες-κλειδιά στην μελέτη των βιογεωχημικών κύκλων (Bréda 2003).

Κατανομή των φωτοσυνθετικών παραμέτρων στο θόλο

Οι φωτοσυνθετικές παράμετροι τόσο στα μηχανιστικά όσο και στα εμπειρικά μοντέλα θεωρείται ότι μειώνονται εκθετικά μέσα στο θόλο με τρόπο ανάλογο της μείωσης της ηλιακής ακτινοβολίας, ως αποτέλεσμα του εγκλιματισμού στο φωτεινό περιβάλλον και με βάση το φωτεινό ιστορικό. Η προσέγγιση που ακολουθείται είναι είτε η θεώρηση της εκθετικής μείωσης της συγκέντρωσης του αζώτου, το οποίο συσχετίζεται γραμμικά με τις φωτοσυνθετικές παραμέτρους V_{cmax} και J_{max} ή A_{max} όταν αναφερόμαστε σε μηχανιστικά ή εμπειρικά μοντέλα αντίστοιχα (De Pury and Farquhar 1997, Niinemets 2007) ή η απευθείας εμπειρική μείωση των φωτοσυνθετικών παραμέτρων μέσω εξισώσεων ανάλογων της μείωσης του φωτός (Thornley 1998, 2002).

Όσον αφορά τις παραμέτρους α και θ , η θεώρηση που γίνεται είναι ότι δεν παρουσιάζουν μεγάλες μεταβολές, συνεπώς θεωρούνται σταθερές για όλο το θόλο (Sands 1995).

Μεσογειακά οικοσυστήματα

Παγκοσμίως υπάρχουν 5 περιοχές με μεσογειακό κλίμα, οι οποίες κατανέμονται σε γεωγραφικά πλάτη μεταξύ 30° και 45° εκατέρωθεν του ισημερινού, όπως φαίνεται στην Εικ. 1. Η μεγαλύτερη από αυτές τις περιοχές απαντάται στη λεκάνη της Μεσογείου, η οποία καλύπτει το 60% του συνόλου των περιοχών αυτών (Εικ. 4).

Αν και το ποσοστό των μεσογειακών περιοχών σε σχέση με τα χερσαία οικοσυστήματα της Γης είναι πολύ μικρό (2.3%), εντούτοις συγκαταλέγονται στα 25 παγκόσμια «θερμά σημεία» (hot spots), λόγω της ιδιαιτερότητας του κλίματός τους, του μεγάλου ποσοστού ενδημισμού των φυτών, αλλά και του μεγάλου ρυθμού απώλειας ενδιαιτημάτων (Reichstein *et al.* 2002).



Εικόνα 4. Εξάπλωση των μεσογειακών οικοσυστημάτων στον κόσμο.

Τα βασικά χαρακτηριστικά του μεσογειακού κλίματος είναι οι ήπιοι βροχεροί χειμώνες, τα ξηρά, θερμά και μακρά καλοκαίρια, οι μεγάλες περίοδοι ηλιοφάνειας και οι απότομες μεταβολές του καιρού.

Για να αντιληφθούμε τη σημασία των μεσογειακών περιοχών από την άποψη της βιοποικιλότητας, αρκεί να αναφέρουμε ότι μόνο στη λεκάνη της Μεσογείου απαντώνται 25000 φυτικά είδη, ενώ σε ολόκληρη την υπόλοιπη Ευρώπη, σε μια περιοχή με έκταση τετραπλάσια, μόλις 6000. Από τα 25000 αυτά είδη, τα μισά είναι ενδημικά (Vogiatzakis *et al.* 2006).

Τα μεσογειακά οικοσυστήματα δέχονται τα τελευταία χρόνια ισχυρές πιέσεις, τόσο λόγω της κλιματικής αλλαγής, όσο και λόγω κοινωνικοοικονομικών παραμέτρων, αφού στις μεσογειακές περιοχές υπάρχει μεγάλη συγκέντρωση πληθυσμού και έντονη οικονομική

δραστηριότητα, που επικεντρώνεται κυρίως στους τομείς της αγροτικής παραγωγής και του τουρισμού (Vogiatzakis *et al.* 2006).

ΣΚΟΠΟΣ ΜΕΛΕΤΗΣ

Ο σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η ανάπτυξη και παραμετροποίηση ενός μοντέλου, το οποίο θα είναι ικανό να υπολογίζει τις ροές CO₂ και H₂O σε επίπεδο θόλου για τρία μεσογειακά οικοσυστήματα. Σε αυτή την κατεύθυνση αναπτύχθηκε ένα εμπειρικό μοντέλο φωτοσύνθεσης και διαπνοής σε επίπεδο φύλλου και στη συνέχεια μέσω γνωστών βιβλιογραφικών εξισώσεων πραγματοποιήθηκε η κλιμάκωση των διεργασιών στο θόλο.

Το μοντέλο φωτοσύνθεσης βασίζεται στη χρήση απλών μετεωρολογικών και οικοφυσιολογικών παραμέτρων, ενώ δίνει ιδιαίτερη έμφαση στις συνθήκες έλλειψης νερού, μιας κατάστασης ιδιαίτερα συχνής στα μεσογειακά οικοσυστήματα. Σε αυτή την κατεύθυνση μελετήθηκε στο πεδίο για τρία χρόνια η φωτοσυνθετική συμπεριφορά τριών μεσογειακών ειδών που ανήκουν σε διαφορετικές λειτουργικές ομάδες (ένα φυλλοβόλο, ένα ημι-φυλλοβόλο και ένα αείφυλλο σκληρόφυλλο) σε σχέση με μετεωρολογικές (PAR και θερμοκρασία) και οικοφυσιολογικές παραμέτρους, οι οποίες μπορούν να μετρηθούν εύκολα με βασικό εργαστηριακό εξοπλισμό. Οι οικοφυσιολογικές παράμετροι αφορούν τη συγκέντρωση χλωροφυλλών, το ξηρό βάρος ανά επιφάνεια φύλλου (LMA) και το πρωινό δυναμικό νερού. Πραγματοποιήθηκε επίσης μια ανάλυση του τρόπου εγκλιματισμού της φωτοσυνθετικής συμπεριφοράς στη μέση εποχιακή θερμοκρασία.

Ο υπολογισμός της διαπνοής γίνεται μέσω της ανάπτυξης ενός εμπειρικού μοντέλου αγωγιμότητας στομάτων και της ενσωμάτωσής του σε ένα γνωστό μοντέλο διαπνοής, το οποίο περιλαμβάνει μεταξύ των άλλων τη θερμοκρασία του φύλλου και το έλλειμα υδρατμών στην ατμόσφαιρα (VPD).

Η κλιμάκωση των διεργασιών στο θόλο γίνεται μέσω ενός πολυστρωματικού μοντέλου. Ο θόλος χωρίζεται σε πολλαπλά τμήματα και για κάθε τμήμα υπολογίζονται οι ροές των παραμέτρων. Το άθροισμα των ροών όλων των στρωμάτων μας δίνει τις ροές των επιθυμητών παραμέτρων σε επίπεδο θόλου σε βήμα που καθορίζει ο χρήστης, με ελάχιστο τα 5 λεπτά.

Το μοντέλο που αναπτύχθηκε ονομάστηκε Mantis, το οποίο δεν αποτελεί κάποιο ακρωνύμιο, αλλά προϊόν έμπνευσης κατά τη διάρκεια ενός συνεδρίου.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Μελετούμενα είδη

Μελετήθηκαν τρία είδη που ανήκουν σε διαφορετικές λειτουργικές ομάδες: ένας αείφυλλος σκληρόφυλλος θάμνος, *Arbutus unedo*, ένας ημι-φυλλοβόλος θάμνος, *Phlomis fruticosa* και ένα φυλλοβόλο δέντρο, *Quercus frainetto*. Και τα τρία είδη μελετήθηκαν στα φυσικά τους οικοσυστήματα στην περιοχή της Ηπείρου (Πίνακας 2), ενώ για το είδος *Phlomis fruticosa* πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις σε δύο περιοχές, με διαφορετικό πρότυπο βροχοπτώσεων και θερμοκρασίας.

Πίνακας 2. Μελετούμενα είδη και χαρακτηριστικά των περιοχών μελέτης. Η καλοκαιρινή βροχόπτωση αφορά τη συνολική βροχόπτωση των μηνών Ιουνίου, Ιουλίου και Αυγούστου. Το είδος *Phlomis fruticosa* έχει μελετηθεί σε δύο περιοχές.

Είδος	Λειτουργική ομάδα	Χαρακτηριστικά περιοχών				
		Γ. Πλάτος Γ. Μήκος	Υψόμετρο, (m a.s.l.)	Μέση ετήσια θερμοκρασία, (°C)	Συν. ετήσια βροχόπτωση, (mm)	Θερινή βροχόπτωση, (mm)
<i>Arbutus unedo</i>	Αείφυλλος σκληρόφυλλος θάμνος	39.561° N 20.715° E	497	13.5	1364	85
<i>Phlomis fruticosa</i>	Ημι- φυλλοβόλος θάμνος	39.169° N 20.850° E	80	17.4	1293	54
		39.582° N 20.882° E	585	13.6	1079	106
<i>Quercus frainetto</i>	Φυλλοβόλο δέντρο	39.819° N 20.862° E	890	12.5	1465	150

Arbutus unedo (Κουμαριά)

Η κουμαριά είναι αείφυλλος σκληρόφυλλος θάμνος ύψους 1.5-3 m, ενώ σε μερικές περιπτώσεις μπορεί να φτάσει το ύψος των 12 m. Τα φύλλα του είναι λογχοειδή, πριονωτά και δερματώδη, με συνήθεις διαστάσεις 3-8x1-3 cm.



Εικόνα 5. Το είδος *Arbutus unedo*. Διακρίνονται τα φύλλα, τα άνθη και οι καρποί του είδους.

Η άνθηση πραγματοποιείται κατά την περίοδο Οκτωβρίου – Μαρτίου. Είναι είδος βραδυαυξές, ανθεκτικό σε μερική σκίαση και στην ξηρασία. Αναπτύσσεται σε πηλώδη – αμμώδη εδάφη της ευμεσογειακής ζώνης βλάστησης.

***Phlomis fruticosa* (Ασφάκα)**

Η ασφάκα είναι ημιφυλλοβόλος θάμνος με ύψος 1-1.5 m. Τα φύλλα του είναι ωσειδώς επιμήκη με διαστάσεις 4-10x1.5-6 cm. Η άνθηση πραγματοποιείται κατά την περίοδο Απριλίου – Ιουνίου.



Εικόνα 6. Το είδος *Phlomis fruticosa* σε περίοδο ανθοφορίας.

Απαντάται σε ξηρές, πετρώδεις ασβεστολιθικές πλαγιές στην ευμεσογειακή ζώνη βλάστησης.

***Quercus frainetto* (Πλατύφυλλος δρυς)**

Η πλατύφυλλος δρυς είναι φυλλοβόλο δέντρο με ύψος που φτάνει τα 25 m. Τα φύλλα της είναι συγκεντρωμένα στις κορυφές των βλαστών, λοβωτά και με διαστάσεις μέχρι 20x13 cm.



Εικόνα 7. Το είδος Quercus frainetto με σχηματισμένους καρπούς.

Η άνθηση πραγματοποιείται κατά τη διάρκεια Απριλίου – Μαΐου. Απαντάται σε εδάφη νωπά και γόνιμα με γεωγραφική εξάπλωση από την περιοχή της Πελοποννήσου και βορειότερα σχεδόν σε όλη τη χώρα.

Μετεωρολογικά δεδομένα

Για την καταγραφή των μετεωρολογικών δεδομένων τοποθετήθηκαν στις περιοχές μελέτης αυτόματοι μετεωρολογικοί σταθμοί που κατέγραφαν δεδομένα PAR, θερμοκρασίας και βροχόπτωσης κατά τη διάρκεια της περιόδου μελέτης. Η θερμοκρασία του αέρα μετρήθηκε με έναν αισθητήρα θερμοκρασίας με προστασία ακτινοβολίας (Model 110S, NRG Systems, Inc., Vermont USA), η βροχόπτωση με ένα βροχόμετρο (Model 52203, R. M. Young Company, Michigan USA) και η PAR με έναν αισθητήρα φωτός (Model LI-190SZ, LI-COR, Nebraska USA). Οι μετρήσεις καταγράφονταν αυτόματα κάθε 5 λεπτά με μια συσκευή καταγραφής (Stylitis-41, Symmetron, Athens Greece), η οποία ήταν εξοπλισμένη με ένα ηλιακό panel που της παρείχε τη δυνατότητα αυτόνομης λειτουργίας. Να σημειώσουμε ότι ο μετεωρολογικός σταθμός μετράει PAR και όχι συνολική

ακτινοβολία. Λόγω του ότι η PAR και η NIR θεωρούνται ισόποσες και ίση η καθεμιά με το 50% της συνολικής (Campbell and Norman 1998) θεωρούμε την τιμή της NIR, όπου αυτή χρειάζεται, ίση με την τιμή της PAR, όταν αναφερόμαστε σε τιμές που αφορούν $W m^{-2}$.

Μετρήσεις

Για κάθε είδος πραγματοποιήθηκαν εποχιακές μετρήσεις ανταλλαγής αερίων (CO_2 και H_2O) και αγωγιμότητας των στομάτων, συγκέντρωσης χλωροφυλλών, δείκτη ξηρής μάζας (LMA), πρωινού δυναμικού νερού των φύλλων και δείκτη φυλλικής επιφάνειας (LAI). Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν μεταξύ της άνοιξης του 2005 και του χειμώνα του 2008, με συχνότητα που εξαρτόταν από την εποχή και τις καιρικές συνθήκες, με τυπικό μεσοδιάστημα ενός μήνα.

Μετρήσεις ανταλλαγής CO_2 και H_2O

Για τις μετρήσεις CO_2 και H_2O χρησιμοποιήθηκε ένα φορητό σύστημα ανταλλαγής αερίων (LCpro+, ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK). Το όργανο αποτελείται από μια κύρια κονσόλα μέσω της οποίας γίνεται ο χειρισμός, η τροφοδοσία με αέρα, ο έλεγχος του μικροεπεξεργαστή και η αποθήκευση των δεδομένων και μια κεφαλή στην οποία βρίσκεται ο θάλαμος εγκλεισμού του φύλλου και οι αναλυτές αερίων, η οποία συνδέεται μέσω ενός καλωδίου με την κονσόλα. Η κύρια κονσόλα παρέχει αέρα με ρυθμιζόμενη συγκέντρωση CO_2 και H_2O στον θάλαμο με μια καθορισμένη ροή. Οι συγκεντρώσεις CO_2 και H_2O μετρώνται και ο αέρας κατόπιν διοχετεύεται και στις δυο πλευρές του φύλλου. Στη συνέχεια ο αέρας φεύγει από το θάλαμο και οι συγκεντρώσεις CO_2 και H_2O μετρώνται ξανά. Από τις διαφορές στη συγκέντρωση των αερίων και τον ρυθμό ροής του αέρα υπολογίζονται η αφομοίωση CO_2 και ο ρυθμός διαπνοής σε διαστήματα των 20 sec. Μέσα στο θάλαμο υπάρχει ένας μικρός ανεμιστήρας για να εξασφαλίζει την ανάδευση του αέρα γύρω από το φύλλο. Οι μετρήσεις του CO_2 γίνονται με έναν υπέρυθρο αναλυτή αερίου (Infrared Gas Analyzer, IRGA). Οι μετρήσεις του H_2O γίνονται από δύο αισθητήρες υγρασίας. Το σύστημα ταυτόχρονα με τις μετρήσεις ανταλλαγής αερίων μετράει τη θερμοκρασία του φύλλου, τη θερμοκρασία του θαλάμου, το PAR και την ατμοσφαιρική πίεση. Ένα από τα σημαντικά πλεονεκτήματά του είναι η δυνατότητα ρύθμισης συνθηκών PAR, θερμοκρασίας και σχετικής υγρασίας, ώστε να μας παρέχεται η δυνατότητα

εξαγωγής καμπυλών εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από αυτές τις παραμέτρους.

Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν τόσο σε φύλλα της εξωτερικής κόμης του θόλου (στο εξής θα αναφέρονται ως φύλλα φωτός), όσο και σε φύλλα της εσωτερικής κόμης, τα οποία κατά το μεγαλύτερο μέρος της ημέρας βρίσκονται σε συνθήκες σκιάς (στο εξής θα αναφέρονται ως φύλλα σκιάς).

Συγκέντρωση φωτοσυνθετικών χρωστικών και LMA

Η συγκέντρωση χλωροφυλλών και ο δείκτης ξηρής μάζας φύλλου (LMA) μετρήθηκαν στα ίδια φύλλα που πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις φωτοσύνθεσης. Μετά το πέρας των μετρήσεων ανταλλαγής αερίων, τα φύλλα κόπηκαν, σφραγίστηκαν αεροστεγώς σε πλαστικές σακούλες, μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο και χρησιμοποιήθηκαν αμέσως. Οι χλωροφύλλες εκχυλίστηκαν με διάλυμα 80% v/v ακετόνης και μετρήθηκαν φασματοφωτομετρικά με ένα φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης UV-VIS (Hitachi U-2800, Japan), ακολουθώντας τη μεθοδολογία των Lichtenthaler & Wellburn (1983). Το LMA υπολογίστηκε ως ξηρό βάρος ανά επιφάνεια φύλλου, ύστερα από ξήρανση σε φούρνο στους 80°C για 24 ώρες.

Δυναμικό νερού (Ψ)

Οι μετρήσεις πρωινού δυναμικού του νερού (Ψ) πραγματοποιήθηκαν πριν την αυγή του ηλίου στο πεδίο με ένα φορητό θάλαμο πίεσης τύπου scholander (SKPM 1400-80, Skye Instruments, Ltd., Llandrindod Wells, U.K.), με όριο μέτρησης τα -8 MPa. Έξι βλαστοί με φύλλα παρόμοια με αυτά που χρησιμοποιήθηκαν για τις μετρήσεις φωτοσύνθεσης τυλίχθηκαν με πλαστικές σακούλες, κόπηκαν και μετρήθηκαν αμέσως.

Δείκτης φυλλικής επιφάνειας (LAI)

Για τις μετρήσεις του LAI πραγματοποιήθηκαν μη καταστροφικές μετρήσεις στο πεδίο με ένα φορητό όργανο μέτρησης (AccuPAR-LP 80, Decagon Devices, Pullman, USA). Το όργανο αποτελείται από ένα χειριστήριο, στο οποίο είναι ενσωματωμένη μια βέργα που φέρει ογδόντα αισθητήρες PAR. Η μέτρηση του LAI στηρίζεται στην αντιστροφή ενός μοντέλου μεταφοράς της ακτινοβολίας στο θόλο, δηλαδή το όργανο μετράει τιμές PAR

εκτός του θόλου, τιμές PAR κάτω από το θόλο και στη συνέχεια, μέσω της μείωσης που αυτό έχει υποστεί, υπολογίζει το LAI. Ο δείκτης φυλλικής επιφάνειας υπολογίζεται από την Εξ. 26, σύμφωνα με την οποία

$$LAI = \frac{\left[\left(1 - \frac{1}{2K_b} \right) f_b - 1 \right] \ln \tau}{A (1 - 0.47f_b)}$$

Εξίσωση 26

όπου

f_b το ποσοστό της ηλιακής ακτινοβολίας που είναι ακτίνα

K_b ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας

τ ποσοστό του PAR που διαπερνάει το θόλο

Η παράμετρος A της Εξ. 26 σχετίζεται με την ανακλαστικότητα των φύλλων του θόλου και υπολογίζεται από την Εξ 27, σύμφωνα με την οποία:

$$A = 0.283 + 0.785 \cdot \rho - 0.159 \cdot \rho^2$$

Εξίσωση 27

όπου

ρ ο συντελεστής απορροφητικότητας του φύλλου

Ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας είναι μια πολύ κρίσιμη παράμετρος για τον υπολογισμό του LAI, αλλά και για τον τρόπο διακύμανσης της ακτινοβολίας μέσα στο θόλο και υπολογίζεται από την Εξ. 28, σύμφωνα με την οποία:

$$K_b = \frac{\sqrt{x^2 + \tan^2 \varphi}}{x + 1.774 \cdot (x + 1.182)^{-0.733}}$$

Εξίσωση 28

Όπου x μια παράμετρος δομής του θόλου

φ η γωνία ζενίθ του ηλίου

Η αναλυτική περιγραφή και ερμηνεία του συντελεστή K_b καθώς και των παραμέτρων x και φ δίνονται στα αντίστοιχα κεφάλαια (βλέπε παρακάτω).

Η παράμετρος τ μετράται από το όργανο.

Στατιστική επεξεργασία

Με σκοπό τη διερεύνηση των ειδοεξαρτώμενων σχέσεων, τα δεδομένα αναλύθηκαν χρησιμοποιώντας γραμμικές, μη γραμμικές και αναλύσεις πολλαπλής παλινδρόμησης (multiple regression). Σημαντικές τιμές θεωρήθηκαν αυτές που είχαν πιθανότητα σφάλματος $P < 0.05$. Αναφορικά με τις μη γραμμικές συσχετίσεις, διάφορες προσομοιώσεις εφαρμόστηκαν σε κάθε περίπτωση και αυτές με τον καλύτερο συντελεστή προσδιορισμού (R^2) χρησιμοποιήθηκαν. Η στατιστική ανάλυση πραγματοποιήθηκε με το στατιστικό πακέτο SPSS 12.0 (SPSS Inc. 1989-2003).

Κατασκευή προγράμματος προσομοίωσης

Για την ανάπτυξη του μοντέλου χρησιμοποιήθηκε το πρόγραμμα Simile V5.5p3, (Simulistics Ltd. 2001-2009). Το Simile είναι ένα περιβάλλον οπτικής μοντελοποίησης που λόγω της δομής του είναι φιλικό σε χρήστες που δεν είναι εξοικειωμένοι με γλώσσες προγραμματισμού, ενώ ταυτόχρονα παρέχει τη δυνατότητα έκφρασης που χρειάζονται οι χειρισμοί διαφόρων τύπων μοντέλων. Το πρόγραμμα αρχικά είχε σχεδιαστεί για την κάλυψη αναγκών αγρο-οικολογικών μοντέλων (Muetzelfeldt and Massheder 2003).

Περιγραφή μοντέλου

Το μοντέλο που αναπτύχθηκε βασίζεται στην ανάπτυξη ενός εμπειρικού μοντέλου φωτοσύνθεσης και διαπνοής σε επίπεδο φύλλου και στη συνέχεια στην κλιμάκωσή του σε επίπεδο θόλου. Για τη δημιουργία του μοντέλου θόλου χρησιμοποιούμε μια υβριδική προσέγγιση ενός πολυστρωματικού μοντέλου για τον ακριβή υπολογισμό της ποσότητας της ηλιακής ακτινοβολίας σε κάθε τμήμα του θόλου και ενός μοντέλου Two Big Leaf για τον υπολογισμό της θερμοκρασίας των φύλλων φωτός και σκιάς. Τα βασικά υπομοντέλα φύλλου – θόλου βρίσκονται σε αλληλεπίδραση, και σε συνδυασμό με τα ενδιάμεσα υπομοντέλα που αναπτύσσονται δίνουν ως τελικό αποτέλεσμα το συνολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης και διαπνοής σε επίπεδο θόλου. Συνολικά, το μοντέλο αποτελείται από 13 υπομοντέλα, η λειτουργία των οποίων και ο τρόπος των μεταξύ τους αλληλεπιδράσεων αναπτύσσεται αναλυτικά στη συνέχεια. Τα υπομοντέλα αυτά ονομαστικά είναι τα εξής:

1. φωτοσύνθεσης φύλλου
2. θερμοκρασίας

3. PAR
4. LAI
5. PAR θόλου
6. συνολικής ακτινοβολίας
7. αγωγιμότητας στομάτων
8. θερμοκρασίας φύλλων
9. κλιμάκωσης του A_{max} στο θόλο
10. VPD
11. φωτοσύνθεσης θόλου
12. διαπνοής
13. παραγωγικότητας θόλου

Υπομοντέλο φωτοσύνθεσης φύλλου (1)*

Το υπομοντέλο φωτοσύνθεσης φύλλου διαμορφώθηκε στο πλαίσιο της παρούσας διατριβής και γι' αυτό περιγράφεται αναλυτικά στο αντίστοιχο κεφάλαιο των αποτελεσμάτων. Ωστόσο, τη βάση για τη διαμόρφωση του υπομοντέλου αυτού αποτελούν μετρήσεις εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από την PAR και την θερμοκρασία, που περιγράφονται στη συνέχεια.

Εξάρτηση φωτοσύνθεσης από PAR

Για την μοντελοποίηση της εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης (A) από την PAR πραγματοποιήθηκαν εποχιακές μετρήσεις καμπυλών εξάρτησης A-PAR στο πεδίο. Οι καμπύλες εξάρτησης μετρήθηκαν με το φωτισμό που μας παρέχει η λάμπα του οργάνου σε 9 διαδοχικά βήματα, με την ένταση του φωτός να κυμαίνεται από 0-1840 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, σε σταθερή θερμοκρασία, η οποία κάθε φορά ρυθμιζόταν στη βέλτιστη εποχιακή (δες αντίστοιχο κεφάλαιο) και σε ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO_2 και πίεσης υδρατμών. Η διάρκεια του κάθε βήματος ήταν 3 λεπτά, ώστε το φύλλο να προσαρμόζεται στη νέα ένταση φωτός. Οι καμπύλες μετρήθηκαν τουλάχιστον μια ώρα μετά την ανατολή του ηλίου, ώστε τα στόματα να έχουν ανοίξει πλήρως. Τα φύλλα σκιάς φωτίζονταν αρκετή ώρα πριν πραγματοποιηθεί η μέτρηση, ώστε να έχουν ανοίξει πλήρως τα στόματά τους. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν από ψηλές εντάσεις φωτός προς χαμηλές προς αποφυγή κλεισίματος των στομάτων και ανοίγματος εκ νέου, που θα επηρέαζε πολύ τις μετρούμενες καμπύλες, όπως διαπιστώθηκε σε προκαταρκτικές μετρήσεις. Σε κάθε εποχιακή μέτρηση πραγματοποιήθηκαν 3-4 μετρήσεις για τα φύλλα φωτός και αντίστοιχες για τα φύλλα σκιάς σε κάθε είδος. Επίσης πραγματοποιήθηκαν εποχιακά τυχαίες μετρήσεις φωτοσύνθεσης σε διάφορα φύλλα των μελετούμενων ειδών σε περιβαλλοντικές συνθήκες ακτινοβολίας, θερμοκρασίας και υγρασίας, προκειμένου να αξιολογηθούν τα αποτελέσματα του μοντέλου σε επίπεδο φύλλου συγκρινόμενα με πραγματικές τιμές φωτοσύνθεσης.

Όπως αναλύθηκε στο αντίστοιχο κεφάλαιο, η εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από την PAR περιγράφεται από μια non-rectangular hyperbola (Εξ. 13). Παρόλο που η συγκεκριμένη εξίσωση έχει πολλά πλεονεκτήματα σε σχέση με άλλες σχέσεις που είχαν χρησιμοποιηθεί στο παρελθόν, μπορεί να εξελιχθεί περισσότερο: όταν οι μετρημένες τιμές φωτοσύνθεσης

* Ο αριθμός μέσα στην παρένθεση αναφέρεται στον αύξοντα αριθμό του υπομοντέλου

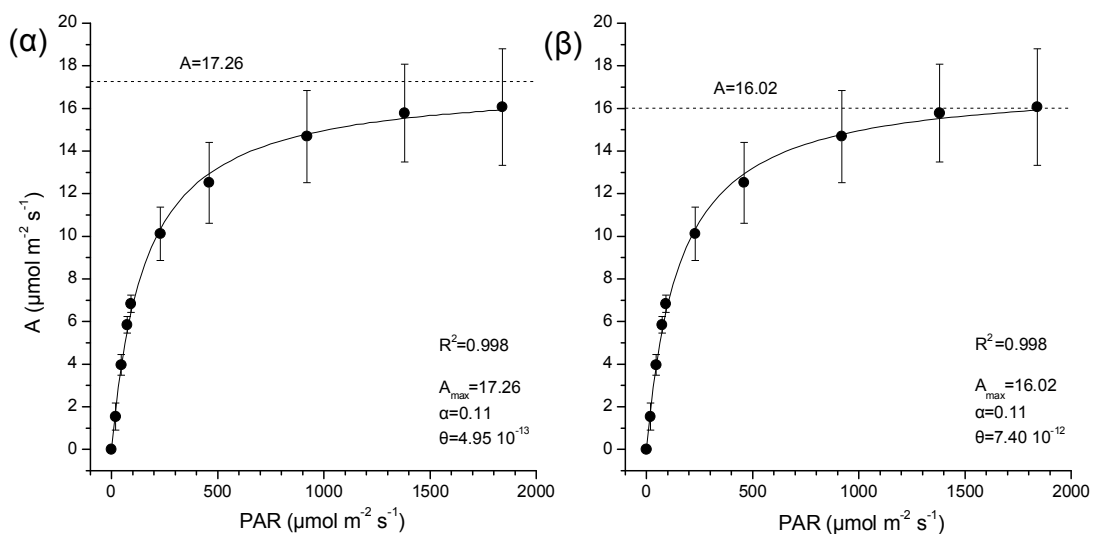
προσομοιάζονται με την non-rectangular hyperbola, η υπολογιζόμενη τιμή A_{\max} αντιστοιχεί σε τιμές PAR που τείνουν στο άπειρο, δίνοντας έτσι μια τιμή A_{\max} υψηλότερη από την τιμή A που μετριέται στη μέγιστη ένταση PAR (Σχ. 1α). Ωστόσο, η PAR είναι μια πεπερασμένη ποσότητα, με μέγιστη φυσιολογική τιμή τα $2413 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (De Pury and Farquhar 1997), ενώ η συνηθέστερα απαντώμενη στη φύση μέγιστη τιμή της είναι $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Με βάση αυτό το σκεπτικό, η αρχική εξίσωση της non-rectangular hyperbola μπορεί να τροποποιηθεί, ώστε η τιμή A_{\max} που υπολογίζει να αντιστοιχεί σε ένταση PAR $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Σχ. 1 β).

$$A = \frac{1}{2\theta} \left[\alpha \text{PAR} + \frac{A_{\max}}{k} - \sqrt{\left(\alpha \text{PAR} + \frac{A_{\max}}{k} \right)^2 - 4\alpha\theta \frac{A_{\max}}{k} \text{PAR}} \right] \quad \text{Εξίσωση 29}$$

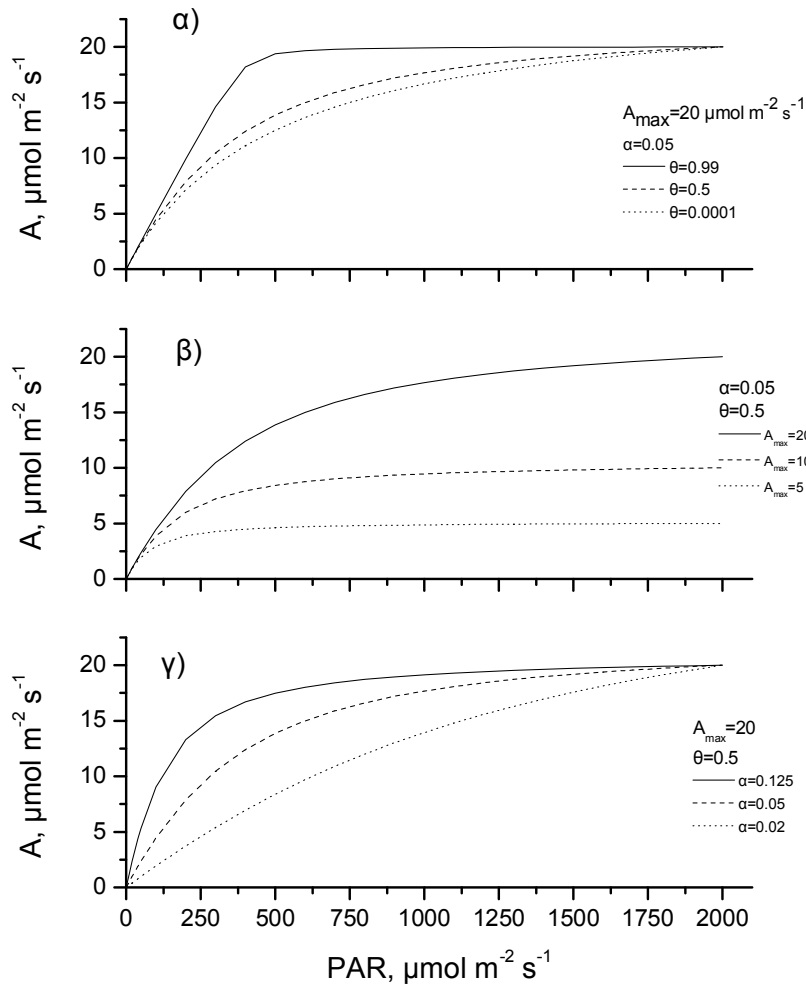
όπου

$$k = \frac{A_{\max} - 2000 \cdot \alpha}{\theta \cdot A_{\max} - 2000 \cdot \alpha} \quad \text{Εξίσωση 30}$$

Ένα παράδειγμα εφαρμογής των δύο μοντέλων στα ίδια δεδομένα A-PAR παρουσιάζεται στο Σχ. 1. Είναι φανερό ότι το A_{\max} που υπολογίζεται με τη non-rectangular hyperbola είναι αρκετά υψηλότερο από την μετρούμενη τιμή στα $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ενώ το A_{\max} που υπολογίζεται με την τροποποιημένη non-rectangular hyperbola είναι πολύ κοντά σε αυτή την τιμή. Συνεπώς, η τιμή A_{\max} που μετριέται σε ένταση PAR $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ μπορεί να χρησιμοποιηθεί απευθείας σαν τιμή A_{\max} του μοντέλου, χωρίς περαιτέρω τροποποιήσεις.



Σχήμα 1. Παράδειγμα προσομοίωσης της εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από την PAR με τη non-rectangular hyperbola (α) και την τροποποιημένη non-rectangular hyperbola (β).



Σχήμα 2. Σχηματική απεικόνιση του τρόπου μεταβολής της μορφής της τροποποιημένης non-rectangular hyperbola ανάλογα με τις μεταβολές των επιμέρους συντελεστών.

Ο τρόπος με το οποίο μεταβάλλεται η μορφή της τροποποιημένης non-rectangular hyperbola όταν μεταβάλλονται οι επιμέρους συντελεστές της, παρουσιάζεται στο Σχ. 2. Αναλυτικά, στο Σχ. 2α διατηρούνται σταθερά το A_{\max} και το α , ενώ μεταβάλλεται το θ , στο Σχ. 2β διατηρούνται σταθερά το α και το θ , ενώ μεταβάλλεται το A_{\max} και στο Σχ. 2γ διατηρούνται σταθερά το A_{\max} και το θ , ενώ μεταβάλλεται το α .

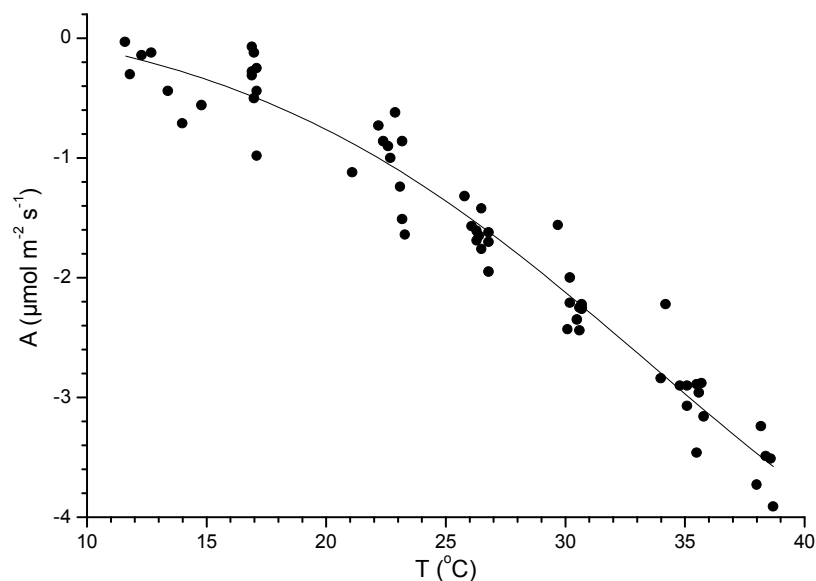
Εξάρτηση φωτοσύνθεσης από θερμοκρασία

Η εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία διακρίνεται σε δύο τύπους: α) στιγμιαία εξάρτηση, λόγω μεταβολής της θερμοκρασίας του φύλλου στη διάρκεια της ημέρας και β) εποχιακή εξάρτηση, λόγω προσαρμογής της φωτοσυνθετικής συσκευής σε εποχιακές μεταβολές της θερμοκρασίας σε περιόδους ημερών ή εβδομάδων (Cannell

1998).

Η στιγμιαία εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία για τα μελετούμενα είδη μετρήθηκε σε σταθερή ένταση PAR ($1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) και ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO_2 και πίεσης υδρατμών. Το θερμοκρασιακό εύρος για κάθε εποχιακή μέτρηση κυμαινόταν σε $\pm 12^\circ\text{C}$ σε σχέση με την ατμοσφαιρική θερμοκρασία, σύμφωνα με τη δυνατότητα ρύθμισης που μας παρέχει το όργανο. Η πραγματοποίηση κάθε καμπύλης εξάρτησης απαιτούσε 100 min για να ολοκληρωθεί, συνεπώς εποχιακά πραγματοποιήθηκαν μόνο 2-3 επαναλήψεις για κάθε είδος. Με τον τρόπο που περιγράψαμε παραπάνω, εξάγεται η καμπύλη εξάρτησης της καθαρής φωτοσύνθεσης (A_{net}) από τη θερμοκρασία. Για να υπολογιστεί η αντίστοιχη εξάρτηση της μικτής φωτοσύνθεσης ($A_{\text{gross}}=A_{\text{net}}+R_d$), για κάθε καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία, μετρήθηκε και η εξάρτηση του ρυθμού σκοτεινής αναπνοής από τη θερμοκρασία. Ένα παράδειγμα μιας τέτοιας καμπύλης για το είδος *Arbutus unedo* παρουσιάζεται στο Σχ. 3.

Ενώ ο ρυθμός της μιτοχονδριακής αναπνοής στο σκοτάδι έχει μελετηθεί εκτενώς, η συμπεριφορά της όταν το φύλλο φωτίζεται δεν έχει διευκρινιστεί πλήρως. Γενικά, ο ρυθμός σκοτεινής αναπνοής στο φως έχει αναγνωριστεί ότι είναι μικρότερος από τον αντίστοιχο στο σκοτάδι (Atkin *et al.* 2000, Brooks and Farquhar 1985, Peisker and Apel 2001, Villar *et al.* 1995) με ρυθμό αναστολής που κυμαίνεται από 16 έως 77%. Παρόλον ότι υπάρχουν αναφορές περί μη αναστολής (Muraoka *et al.* 2000), οι προσεγγίσεις αυτές έχουν αναγνωριστεί από πολύ νωρίς ως υπεραπλουστεύσεις (Farquhar *et al.* 1980).



Σχήμα 3. Εξάρτηση του ρυθμού σκοτεινής (μιτοχονδριακής) αναπνοής από τη θερμοκρασία. Η καμπύλη αναφέρεται στο είδος *Arbutus unedo*.

Σε μια συγκριτική μελέτη του τρόπου που οι διαφορετικές προσεγγίσεις αναστολής της σκοτεινής αναπνοής στο φως επηρεάζουν το A_{gross} , οι Valladares and Pearcy (2002) βρήκαν ότι μεταξύ της περισσότερο και λιγότερο συντηρητικής προσέγγισης, η τελική επίδραση στο συνολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης είναι της τάξεως του 10%. Σύμφωνα με τα παραπάνω επιλέξαμε να χρησιμοποιήσουμε μια μέση λύση για την αναστολή της σκοτεινής αναπνοής, η οποία θεωρήθηκε ότι αναστέλλεται σε ποσοστό 50% στο φως. Συνεπώς, το A_{gross} προκύπτει όταν στις τιμές A_{net} προσθέσουμε το 50% της σκοτεινής αναπνοής ($A_{\text{gross}} = A_{\text{net}} + 0.5 \cdot R_d$).

Και οι δυο αποκρίσεις (στιγμαιαία και μακροπρόθεσμη) περιλαμβάνονται στην καμπύλη εξάρτησης του A_{max} από τη θερμοκρασία, όπως αυτή περιγράφεται από μια καμπύλη Gauss (Εξ. 31, Σχ. 4), σύμφωνα με τους June *et al.* (2004)

$$A = A_{\text{max}} \cdot e^{-\frac{(T_L - T_c)^2}{2 \cdot W^2}} \quad \text{Εξίσωση 31}$$

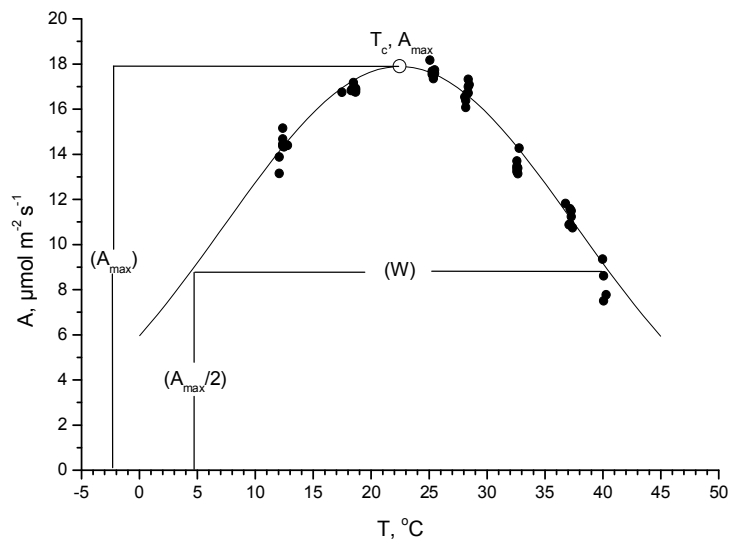
Όπου

A_{max} , ο μέγιστος ρυθμός φωτοσύνθεσης που αντιστοιχεί στη βέλτιστη θερμοκρασία

T_L , η θερμοκρασία του φύλλου

T_c , η βέλτιστη θερμοκρασία

W , το πλάτος της καμπύλης για $A = A_{\text{max}}/2$



Σχήμα 4. Παράδειγμα καμπύλης εξάρτησης του A_{max} από τη θερμοκρασία για το είδος *Arbutus unedo*.

Σύμφωνα με την εξίσωση 31, οι ημερήσιες διακυμάνσεις της φωτοσύνθεσης είναι μια απλή συνάρτηση της θερμοκρασίας, αφού οι παράμετροι A_{max} , T_c και W είναι σταθερές για μια συγκεκριμένη ημερομηνία. Επιπλέον, οι μακροπρόθεσμες αποκρίσεις συμπεριλαμβάνονται επίσης στην Εξ. 31 μέσω της πιθανής διακύμανσης των παραμέτρων T_c και/ή W (δες παρακάτω).

Υπομοντέλο θερμοκρασίας (2)

Όπως προκύπτει από την Εξ. 31, σημαντική παράμετρος για τον υπολογισμό της εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία είναι η παράμετρος T_c , η οποία εκφράζει τη βέλτιστη θερμοκρασία για τη φωτοσύνθεση. Λόγω του ότι η παράμετρος αυτή βρέθηκε ότι παρουσιάζει συσχέτιση με τη μέση θερμοκρασία των 33 ημερών πριν τη μέτρηση (δες αντίστοιχο κεφάλαιο αποτελεσμάτων), εισήχθη το υπομοντέλο θερμοκρασίας, το οποίο δέχεται ως δεδομένα εισόδου τη στιγμιαία θερμοκρασία του αέρα, την ολοκληρώνει στη διάρκεια της ημέρας και τελικά υπολογίζει τη μέση θερμοκρασία των 33 ημερών που προηγούνται και συνεπώς την παράμετρο T_c (Εξ. 109).

Υπομοντέλο PAR (3)

Σκοπός του υπομοντέλου PAR είναι ο διαχωρισμός των τιμών της συνολικής (απευθείας και διάχυτης) στιγμιαίας ή ημερήσιας PAR, όπως αυτές καταγράφονται πρωτογενώς από μετεωρολογικούς σταθμούς, σε ξεχωριστές τιμές απευθείας και διάχυτης PAR. Ο τρόπος που πραγματοποιείται αυτός ο μετασχηματισμός περιγράφεται αναλυτικά στη συνέχεια.

Ακτινοβολία

Η ακτινοβολία ως ενέργεια μεταφέρεται μέσω των φωτονίων, αυτόνομων φορέων ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας που μετακινούνται με τη ταχύτητα του φωτός ($c=3 \times 10^8$ m s⁻¹ στο κενό) και συμπεριφέρονται ως σωματίδια και ως κύματα. Η ενέργεια που μεταφέρουν σχετίζεται με το μήκος κύματος και υπολογίζεται από την εξίσωση

$$e_n = \frac{hc}{\lambda'}$$

Εξίσωση 32

όπου

en η μεταφερόμενη ενέργεια

h η σταθερά του Planck ($6.63 \cdot 10^{-34}$ J s)

λ' το μήκος κύματος του φωτονίου

Έτσι, για παράδειγμα, το ενεργειακό φορτίο ενός φωτονίου με μήκος κύματος 550 nm ισούται με

$$en = \frac{hc}{\lambda'} = \frac{6.63 \cdot 10^{-34} \text{ Js} \cdot 3 \cdot 10^8 \frac{\text{m}}{\text{s}}}{5.5 \cdot 10^{-7} \text{ m}} = 3.6 \cdot 10^{-19} \text{ J} \quad \text{Εξίσωση 33}$$

Αν θελήσουμε να υπολογίσουμε το ενεργειακό φορτίο ενός mol φωτονίων, πολλαπλασιάζουμε με τον αριθμό του Avogadro ($6.023 \cdot 10^{23}$).

Το ενεργειακό φορτίο ενός mol φωτονίων με μήκος κύματος 550 nm ισούται με

$$6.023 \cdot 10^{23} \frac{\text{photons}}{\text{mol}} \cdot 3.6 \cdot 10^{-19} \frac{\text{J}}{\text{photon}} = 2.17 \cdot 10^5 \frac{\text{J}}{\text{mol}} \quad \text{Εξίσωση 34}$$

Οι μονάδες μέτρησης της ηλιακής ακτινοβολίας είναι το W m^{-2} στην περίπτωση που αυτή εκφράζεται ως ροή ενέργειας ή το $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, στην περίπτωση που εκφράζεται ως ρυθμός ροής φωτονίων. Όσον αφορά το ρυθμό μεταφοράς ενέργειας, 1 W ισοδυναμεί με 1 J s^{-1} . Συνεπώς, ένα W m^{-2} ισοδυναμεί με $1 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Από την εξίσωση 34 προκύπτει ότι 1 J είναι ισοδύναμο με 4.6 $\mu\text{mol photons}$ στα 550 nm. Λόγω του ότι τα 550 nm είναι το μέσο του φάσματος απορρόφησης για την φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία, η χρήση του 4.6 ως παράγοντα μετατροπής της συνολικής ενέργειας στην περιοχή του PAR σε ρυθμό ροής φωτονίων αποτελεί μια απλοποιημένη, αλλά χρήσιμη προσέγγιση (Campbell and Norman 1998).

Αναλυτική περιγραφή σχετικά με την ακτινοβολία, ορισμούς, ερμηνεία, τρόπους υπολογισμού κτλ δίνεται από τους Campbell και Norman (1998), ενώ μια συμπυκνωμένη ανασκόπηση, πολύ χρήσιμη για οικοφυσιολογικές μελέτες δίνεται από τον Jones (2003).

Οι πιο χρήσιμες κατηγοριοποιήσεις της ακτινοβολίας για οικοφυσιολογικές μελέτες είναι σε ηλιακή ακτινοβολία (περίπου μεταξύ 0.3-4 μm) και σε γήινη θερμική ακτινοβολία (4-100 μm).

Ηλιακή ακτινοβολία

Η ηλιακή ακτινοβολία είναι η κύρια πηγή ενέργειας και τροφής στη Γη, κυρίως μέσω της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης.

Η σταθερά του ηλίου (solar constant, I_{cs}) είναι το ολοκλήρωμα της ενέργειας όλων των μηκών κύματος της εξωγήινης ακτινοβολίας σε επίπεδο κάθετο στην ηλιακή ακτίνα. Η τιμή της στη βιβλιογραφία αναφέρεται ότι είναι μεταξύ 1360-1370 $W m^{-2}$, με επικρατέστερη τιμή τα 1366.1 $W m^{-2}$ (Jones 2003).

Το φάσμα της ηλιακής ακτινοβολίας διαιρείται σε

- ▲ Υπεριώδη (UV), που περιλαμβάνει τα μήκη κύματος που είναι χαμηλότερα από 400 nm (286-400 nm).
- ▲ Ορατή ή φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (VIS ή PAR αντίστοιχα), που περιλαμβάνει τα μήκη κύματος μεταξύ 400 και 700 nm.
- ▲ Κοντινή υπέρυθη (NIR), που περιλαμβάνει τα μήκη κύματος υψηλότερα από τα 700 nm.

Από τα παραπάνω είδη ακτινοβολίας, χρήσιμες για τις οικοφυσιολογικές μελέτες είναι η PAR και η NIR. Προσεγγιστικά και για λόγους απλότητας, η ποσότητα των δύο ακτινοβολιών θεωρείται ίση και η καθεμιά υπολογίζεται ως το μισό της συνολικής ηλιακής ακτινοβολίας. Για παράδειγμα, με βάση την ανάλυση της προηγούμενης παραγράφου, αν η προσπίπτουσα ακτινοβολία σε μια επιφάνεια είναι 500 $W m^{-2}$, αυτή αναλύεται σε PAR, με ένταση 250 $W m^{-2}$ και σε NIR με ένταση 250 $W m^{-2}$, ή σε περίπτωση που θέλουμε να το μεταφράσουμε σε ροή φωτονίων, 1150 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ στην περιοχή του PAR.

Η τιμή της σταθεράς του ηλίου εκφρασμένης σε ρυθμό ροής φωτονίων στην περιοχή του PAR έχει υπολογιστεί ίση με 2413 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ (De Pury and Farquhar, 1997).

Θερμική ακτινοβολία

Όλα τα σώματα εκπέμπουν ακτινοβολία λόγω της θερμοκρασίας τους. Η συνολική ενέργεια που εκπέμπεται από ένα σώμα δίνεται από τον νόμο Stefan-Boltzmann

$$R_e = e\sigma T_K^4$$

Εξίσωση 35

όπου

R_e η εκπεμπόμενη ενέργεια

ε ο συντελεστής εκπομπής της επιφάνειας

σ η σταθερά Stefan-Boltzmann ($5.6703 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$)

T_K η θερμοκρασία της επιφάνειας ($^{\circ}\text{K}$)

Νόμος συνημιτόνου

Η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας σε μια επιφάνεια εξαρτάται από τον προσανατολισμό της επιφάνειας και τη θέση της σε σχέση με την ακτίνα (Σχ. 5) και υπολογίζεται από το νόμο του συνημιτόνου του Lambert, σύμφωνα με τον οποίον

$$I = I_0 \cos \varphi$$

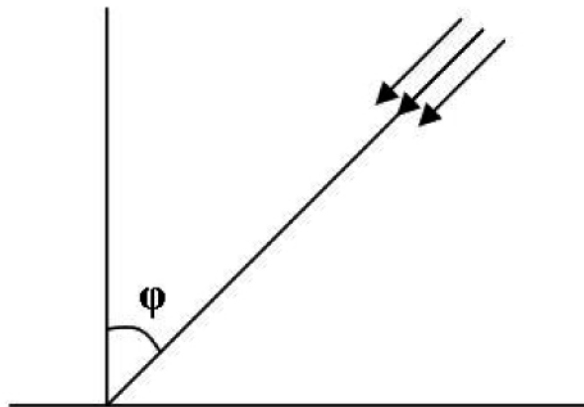
Εξίσωση 36

όπου

I η ένταση της ακτινοβολίας στην επιφάνεια

I_0 η ένταση της ακτινοβολίας σε επιφάνεια κάθετη στην ακτίνα

φ η γωνία μεταξύ της ακτίνας και ενός άξονα κάθετου στην επιφάνεια. Η γωνία αυτή αναφέρεται ως γωνία ζενίθ.



Σχήμα 5: Η γωνία ζενίθ του ηλίου σε επίπεδο παράλληλο με την επιφάνεια της Γης

Είδη ηλιακής ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα

Οι πηγές ηλιακής ακτινοβολίας που δέχεται ένα αντικείμενο ή οργανισμός είναι οι εξής

1. Απευθείας ακτινοβολία από τον ήλιο
2. Διάχυτη ακτινοβολία, η οποία προέρχεται από το σκεδασμό των ηλιακών ακτίνων στην ατμόσφαιρα
3. Ακτινοβολία που ανακλάται από άλλα αντικείμενα

Όσον αφορά την απευθείας ακτινοβολία, έχει μια πηγή προέλευσης και έχει μοναδική κάθε χρονική στιγμή κατεύθυνση, ενώ η διάχυτη ακτινοβολία προέρχεται από όλες τις κατευθύνσεις.

Γεωμετρία του ηλίου – υπολογισμός γωνίας ζενίθ

Το συνημίτονο της γωνίας ζενίθ του ηλίου είναι συνάρτηση του γεωγραφικού πλάτους, της γωνίας απόκλισης του ηλίου και μιας ποσότητας που ονομάζεται γωνία ώρας (hour angle). Λόγω του ότι τα προγράμματα επεξεργασίας δεδομένων χρησιμοποιούν ως μονάδες μέτρησης γωνιών τα ακτίνια (radians) αντί για τις μοίρες, οι μονάδες μέτρηση των γωνιών στο εξής εννοείται ότι είναι τα ακτίνια

$$\cos \varphi = \sin (\text{lat}) \cdot \sin (\delta) + \cos (\text{lat}) \cdot \cos (\delta) \cdot \cos (h) \quad \text{Εξίσωση 37}$$

όπου

lat το γεωγραφικό πλάτος

δ η ηλιακή απόκλιση

h η γωνία της ώρας

η ποσότητα δ υπολογίζεται ως

$$\delta = -23.4 \frac{\pi}{180} \cos\left(2\pi \cdot \frac{\text{doy} + 10}{365}\right) \quad \text{Εξίσωση 38}$$

όπου

doy ο αύξοντας αριθμός της ημέρας του χρόνου (1 για 1η Ιανουαρίου)

Η γωνία της ώρας υπολογίζεται από την εξίσωση

$$h = \frac{\pi \cdot (t - t_0)}{12} \quad \text{Εξίσωση 39}$$

όπου

t η ώρα της ημέρας (0-24)

t_0 η ώρα του ηλιακού μεσημεριού

η ώρα του ηλιακού μεσημεριού υπολογίζεται ως

$$t_0 = 12 + \frac{4(Z_s - \text{Long}) - \text{EqT}}{60}$$

Εξίσωση 40

όπου

Zs το γεωγραφικό μήκος του Standard Meridian της περιοχής (μοίρες)

Long το γεωγραφικό μήκος της περιοχής

EqT η εξίσωση του χρόνου (equation of time)

Η ποσότητα $4(Z_s - \text{Long})$ αναφέρεται και ως διόρθωση γεωγραφικού μήκους και είναι μια ποσότητα ± 4 min ή $1/15$ h, για κάθε μοίρα ανατολικά ή δυτικά του standard meridian του κάθε μέρους, αφού κάθε μοίρα γεωγραφικού πλάτους αντιστοιχεί σε $1/15$ h.

Η ποσότητα EqT υπολογίζεται ως

$$\text{EqT} = 0.017 + 0.4281 \cos \Gamma - 7.351 \sin \Gamma - 3.349 \cos 2\Gamma - 9.731 \sin \Gamma$$

Εξίσωση 41

όπου Γ η γωνία της ημέρας και υπολογίζεται από την εξίσωση

$$\Gamma = \frac{2\pi \cdot (\text{doy} - 1)}{365}$$

Εξίσωση 42

Με βάση τις παραπάνω εξισώσεις υπολογίζουμε την γωνία ζενίθ του ηλίου για οποιοδήποτε γεωγραφικές συντεταγμένες και για οποιαδήποτε ώρα της ημέρας. Η εξωγήινη ηλιακή ακτινοβολία, δηλαδή η δυνητική μέγιστη χωρίς αυτή να έχει υποστεί μείωση από την ατμόσφαιρα, σε ένα επίπεδο παράλληλο στην επιφάνεια της Γης, δίνεται από τον τύπο

$$I_g = I_{cs} \cdot E_o \cdot \cos \varphi$$

Εξίσωση 43

όπου

 I_{cs} η σταθερά του ηλίου (1366.1 W m^{-2} , $2431 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (όταν αναφερόμαστε στην PAR)) E_o η εκκεντρότητα της τροχιάς της Γης φ η γωνία ζενίθΤο σύμβολο g υποδηλώνει το παγκόσμιο (global).Η ποσότητα E_o εξαρτάται από τη μέρα του χρόνου και υπολογίζεται από

$$E_o = 1 + 0.033 \cdot \cos\left(2\pi \cdot \frac{\text{doy}}{365}\right)$$

Εξίσωση 44

Η συνολική ακτινοβολία που δέχεται μια επιφάνεια στη διάρκεια μιας ημέρας είναι το ολοκλήρωμα της εξίσωσης 43

$$I_{g,d} = \int_D I = \frac{24}{\pi} \cdot I_{cs} \cdot E_o \cdot (\omega_s \cdot \sin\phi \cdot \sin\delta + \cos\phi \cdot \cos\delta \cdot \sin\omega_s) \quad \text{Εξίσωση 45}$$

όπου ω_s μια ποσότητα που υπολογίζεται ως

$$\omega_s = \arccos(-\tan\phi \cdot \tan\delta) \quad \text{Εξίσωση 46}$$

Οι παραπάνω εξισώσεις προέρχονται από τους (Campbell and Norman 1998, De Pury and Farquhar 1997, Wang *et al.* 2004).

Διαχωρισμός απευθείας και διάχυτης ακτινοβολίας

Ο διαχωρισμός της ηλιακής ακτινοβολίας σε απευθείας και διάχυτη είναι μια καθοριστική διαδικασία, καθώς πρόκειται για δύο διαφορετικά ως προς τη συμπεριφορά τους είδη ακτινοβολίας: η απευθείας προέρχεται από μία μοναδική κατεύθυνση, ενώ η διάχυτη από όλες τις κατευθύνσεις. Ο θόλος εκμεταλλεύεται με διαφορετικό τρόπο την απευθείας και τη διάχυτη ακτινοβολία και θεωρητικά είναι πιο αποδοτικός στην εκμετάλλευση της διάχυτης (Gu 2002, Roderick *et al.* 2001). Η παραπάνω πρόταση μπορεί να αποδοθεί με το εξής σχήμα: δύο φύλλα που δέχονται ένα μέτριο ποσό ακτινοβολίας έχουν συνολικά υψηλότερο ρυθμό φωτοσύνθεσης από δύο φύλλα εκ των οποίων το ένα δέχεται υψηλό ποσό ακτινοβολίας και το άλλο είναι σε βαθιά σκιά. Για παράδειγμα, όπως προκύπτει από την καμπύλη του Σχ. 1, αν δύο φύλλα δέχονται μια ποσότητα PAR $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ το καθένα, δηλαδή συνολικά $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και τα δύο, έχουν συνολικά ρυθμό φωτοσύνθεσης $32.42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ενώ αν δέχονται 950 και $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR αντίστοιχα, ο συνολικός ρυθμός φωτοσύνθεσης είναι $22.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, δηλαδή είναι χαμηλότερος κατά 28.2%. Στη διάρκεια μιας καθαρής ημέρας, ένα τμήμα του θόλου δέχεται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία, ενώ το υπόλοιπο είναι στη σκιά. Το τμήμα που δέχεται την απευθείας ακτινοβολία αποτελείται από φύλλα που συνήθως έχουν φτάσει στο σημείο κορεσμού του ρυθμού φωτοσύνθεσης, συνεπώς είναι λιγότερο αποδοτικά στην εκμετάλλευση της ακτινοβολίας, ενώ τα φύλλα που σκιάζονται είναι πιο αποδοτικά στην εκμετάλλευσή της, αλλά εκτίθενται σε χαμηλές εντάσεις ακτινοβολίας. Αντίθετα, σε συνθήκες νέφωσης ή έντονης συγκέντρωσης αεροζόλ, η ηλιακή ακτινοβολία σκεδάζεται

εντονότερα και συνεπώς είναι περισσότερο διάχυτη, δημιουργώντας μια πιο ομοιόμορφη κατανομή της ακτινοβολίας στο θόλο με μικρότερο ποσοστό αυτού να τείνει να βρίσκεται σε συνθήκες κορεσμού. Ως αποτέλεσμα, η φωτοσύνθεση σε επίπεδο θόλου είναι περισσότερο φωτοαποδοτική υπό συνθήκες διάχυτης ακτινοβολίας, παρά υπό συνθήκες απευθείας ακτινοβολίας (Roderick *et al.* 2001). Η αξία του παραπάνω μπορεί να αποτυπωθεί με το εξής παράδειγμα: μετά την έκρηξη του ηφαιστείου Pinatubo το 1991, παρατηρήθηκε μια απρόσμενη μείωση της ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης του CO₂. Η μείωση αυτή αποδόθηκε σε μεγάλο βαθμό σε αύξηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας των οικοσυστημάτων, η οποία προκλήθηκε λόγω της αύξησης του ποσοστού της διάχυτης ακτινοβολίας από τα σωματίδια του ηφαιστείου στην ατμόσφαιρα (Roderick *et al.* 2001, Farquhar and Roderick 2003, Gu 2002).

Ο διαχωρισμός της ακτινοβολίας σε απευθείας και διάχυτη έχει χαρακτηριστεί τόσο σημαντικός όσο και η μέτρηση της συνολικής ακτινοβολίας (Goudriaan 1977).

Δυστυχώς τα δεδομένα των μετεωρολογικών σταθμών συνήθως δεν περιλαμβάνουν ξεχωριστές μετρήσεις απευθείας και διάχυτης ακτινοβολίας. Για το διαχωρισμό της ηλιακής ακτινοβολίας σε απευθείας και διάχυτη επιλέχθηκε να χρησιμοποιηθεί ο αλγόριθμος του Spitters (Spitters *et al.* 1986), σύμφωνα με τον οποίον το κλάσμα της διάχυτης ακτινοβολίας προς τη συνολική στη διάρκεια μιας ημέρας, το οποίο στο εξής θα ονομάζεται f , υπολογίζεται με βάση το ποσοστό της συνολικής ακτινοβολίας στη διάρκεια της ημέρας ($I_{o,d}$) επί της συνολικής εξωγήινης ακτινοβολίας ($I_{g,d}$) και δίνεται από τον τύπο

$$f = 1 \quad \text{όταν} \quad \frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} < 0.07$$

$$f = 1 - 2.3 \cdot \left(\frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} - 0.07 \right)^2 \quad \text{όταν} \quad 0.07 \leq \frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} < 0.35$$

$$f = 1.33 - 1.46 \cdot \frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} \quad \text{όταν} \quad 0.35 \leq \frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} < 0.75$$

$$f = 0.23 \quad \text{όταν} \quad \frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} \geq 0.75$$

Εξίσωση 47

Το κλάσμα $I_{o,d}/I_{g,d}$ αναφέρεται και ως atmospheric transmittance (τ) και ουσιαστικά είναι ένας δείκτης καθαρότητας της ημέρας. Υψηλή τιμή του κλάσματος υποδηλώνει καθαρή μέρα, ενώ χαμηλή τιμή υποδηλώνει νεφοσκεπή ημέρα. Οι παραπάνω εξισώσεις μας δίνουν το ποσοστό της διάχυτης ακτινοβολίας στη διάρκεια μιας ημέρας επί της συνολικής. Για να

αποκομίσουμε τις στιγμιαίες τιμές ακτινοβολίας πραγματοποιούμε μια κατανομή Gauss των τιμών της συνολικής απευθείας και διάχυτης ακτινοβολίας στη διάρκεια της ημέρας. Σε πρώτη φάση γίνεται κατανομή της συνολικής ακτινοβολίας ($I_{o,d}$) στη διάρκεια της ημέρας

$$I_o = \frac{\cos \varphi \cdot I_{o,d}}{\int \cos \varphi \cdot dt} \quad \text{Εξίσωση 48}$$

Η στιγμιαία τιμή της f υπολογίζεται από τον τύπο

$$f' = \frac{f}{1 + (1 - f^2) \cos^2 \varphi \cdot \sin^3 \varphi} \quad \text{Εξίσωση 49}$$

Η στιγμιαία τιμή της διάχυτης ακτινοβολίας υπολογίζεται από την εξίσωση

$$PAR_{dif} = I_g \cdot f' \cdot \frac{I_{o,d}}{I_{g,d}} \quad \text{Εξίσωση 50}$$

Οι ποσότητες I_g και $I_{g,d}$ υπολογίζονται από τις εξισώσεις 43 και 45 αντίστοιχα.

Η στιγμιαία τιμή της απευθείας ακτινοβολίας υπολογίζεται αν από τη στιγμιαία τιμή της συνολικής αφαιρέσουμε τη στιγμιαία τιμή της διάχυτης

$$PAR_{dir} = I_o - PAR_{dif} \quad \text{Εξίσωση 51}$$

Σε περίπτωση που υπάρχουν διαθέσιμες στιγμιαίες τιμές συνολικής ακτινοβολίας, για το διαχωρισμό της σε απευθείας και διάχυτη χρησιμοποιούμε τον παρακάτω τύπο

$$\begin{aligned} f_{inst} &= 1 && \text{όταν } \frac{I_o}{I_g} \leq 0.22 \\ f_{inst} &= 1 - 6.4 \cdot \left(\frac{I_o}{I_g} - 0.22\right)^2 && \text{όταν } 0.22 < \frac{I_o}{I_g} \leq 0.35 \\ f_{inst} &= 1.47 - 1.66 \cdot \frac{I_o}{I_g} && \text{όταν } 0.35 < \frac{I_o}{I_g} \leq K \\ f_{inst} &= 0.23 && \text{όταν } \frac{I_o}{I_g} > K \end{aligned} \quad \text{Εξίσωση 52}$$

όπου

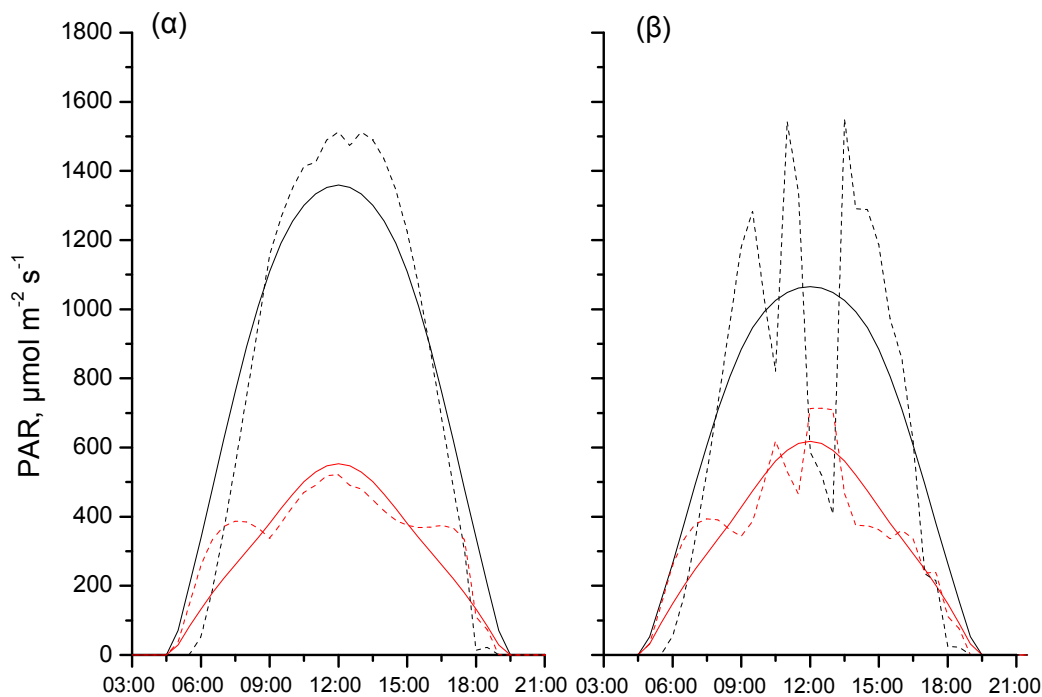
$$R = 0.847 - 1.61 \cdot \cos \varphi + 1.04 \cdot \cos^2 \varphi \quad \text{Εξίσωση 53}$$

$$K = \frac{1.47 - R}{1.66} \quad \text{Εξίσωση 54}$$

Σε αυτή την περίπτωση οι στιγμιαίες τιμές της διάχυτης και απευθείας ακτινοβολίας υπολογίζονται από τις εξισώσεις

$$PAR_{\text{dif}} = f_{\text{inst}} \cdot I_o \quad \text{Εξίσωση 55}$$

$$PAR_{\text{dir}} = I_o - PAR_{\text{dif}} \quad \text{Εξίσωση 56}$$



Σχήμα 6: Ο τρόπος διαχωρισμού της συνολικής ακτινοβολίας σε απευθείας και διάχυτη με τις εξισώσεις 47 (συνεχής γραμμή) και 52 (διακεκομμένη γραμμή) σε μια μέρα με ομαλή κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας (α) και μια μέρα με έντονες διακυμάνσεις (β). Η μαύρη γραμμή αφορά τη διακύμανση της απευθείας ακτινοβολίας και η κόκκινη της διάχυτης.

Ο τρόπος με τον οποίο πραγματοποιείται ο διαχωρισμός της συνολικής ακτινοβολίας σε απευθείας και διάχυτη παρουσιάζεται στο Σχ. 6. Παρατηρούμε ότι κατά τη διάρκεια μιας καθαρής ημέρας, με ομαλή κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας καθ' όλη τη διάρκειά της, οι εξισώσεις 47 και 52 δίνουν παρόμοια αποτελέσματα (Σχ. 6α), ενώ στη διάρκεια μιας ημέρας με διακυμάνσεις της ακτινοβολίας, ο διαχωρισμός στις στιγμιαίες τιμές (Εξ. 52) αποτυπώνει λεπτομερέστερα τις ημερήσιες διακυμάνσεις (Σχ. 6β).

Υπομοντέλο LAI (4)

Για τον υπολογισμό της απορρόφησης της ακτινοβολίας από το θόλο χρησιμοποιείται ένα multi-layer μοντέλο. Ο θόλος χωρίζεται σε 30 τμήματα ίσης τιμής LAI και για κάθε τμήμα υπολογίζεται το ποσοστό μερών που δέχονται απευθείας ακτινοβολία (sunlit parts) και των μερών που σκιάζονται (shaded parts), καθώς και η αντίστοιχη ακτινοβολία για κάθε μέρος. Από τα μοντέλα κατανομής της ηλιακής ακτινοβολίας στο θόλο επιλέχθηκε η χρήση του μοντέλου του Goudriaan (1977), όπως συνοψίστηκε από τους De Pury & Farquhar (1997). Όσον αφορά την αρχιτεκτονική του θόλου, χρησιμοποιήθηκε σαν σχήμα περιγραφής το ελλειπτικό (Campbell, 1986), το οποίο μπορεί ικανοποιητικά να περιγράψει όλα τα δυνατά σχήματα του θόλου, συμπεριλαμβανομένου και του σφαιρικού. Για απλοποίηση της παραμετροποίησης δεν διακρίθηκαν διαφορετικές κατανομές γωνιών των φύλλων για το κάθε τμήμα, αλλά θεωρούμε μια ενιαία κατανομή για ολόκληρο το θόλο. Η παραδοχή αυτή θεωρητικά δεν μας εισάγει σφάλματα και επομένως η λεπτομερής περιγραφή της κατανομής των γωνιών στο θόλο δεν είναι απαραίτητη (Campbell 1986, Goudriaan 1988). Το ποσοστό του φυλλώματος που δέχεται απευθείας ακτινοβολία σε κάθε τμήμα του θόλου υπολογίζεται ως

$$f_{\text{sun}}(L) = \exp(-K_b \cdot L) \quad \text{Εξίσωση 57}$$

όπου

$f_{\text{sun}}(L)$ το ποσοστό των μερών του θόλου που δέχονται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία σε βάθος L

L το υπερκείμενο LAI κάθε τμήματος

K_b ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας (δες παρακάτω).

Το ποσοστό των φύλλων που σκιάζονται για το αντίστοιχο τμήμα υπολογίζεται ως

$$f_{\text{shade}}(L) = 1 - f_{\text{sun}}(L) \quad \text{Εξίσωση 58}$$

Το συνολικό τμήμα του θόλου που δέχεται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία σε μια δεδομένη χρονική στιγμή ισούται με

$$LAI_{\text{sun}} = \int_0^{LAI} f_{\text{sun}}(L) dL = \frac{1 - \exp(-K_b \cdot LAI)}{K_b} \quad \text{Εξίσωση 59}$$

όπου

L_{sun} το συνολικό τμήμα του θόλου (εκφρασμένο σε LAI) που δέχεται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία

K_b ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας

Αντίστοιχα το τμήμα του θόλου που σκιάζεται μια δεδομένη χρονική στιγμή ισούται με

$$LAI_{shade} = LAI - LAI_{sun} \quad \text{Εξίσωση 60}$$

Συντελεστής απόσβεσης απευθείας ακτινοβολίας

Ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας (K_b) ονομάζεται έτσι κατά κάποιον τρόπο καταχρηστικά, αφού ουσιαστικά δεν υπολογίζει μείωση ποσού ακτινοβολίας, αλλά μείωση ποσοστού φυλλικής επιφάνειας που δέχεται απευθείας ακτινοβολία. Η ποσότητα της απευθείας ακτινοβολίας είναι ίδια για όλα τα φύλλα του θόλου που δέχονται απευθείας ακτινοβολία και ίση με αυτή στο εξωτερικό του θόλου. Το ποσό ακτινοβολίας που διαφοροποιείται μέσα στο θόλο είναι η διάχυτη ακτινοβολία και η σκεδαζόμενη. Ο K_b υπολογίζεται από την εξίσωση

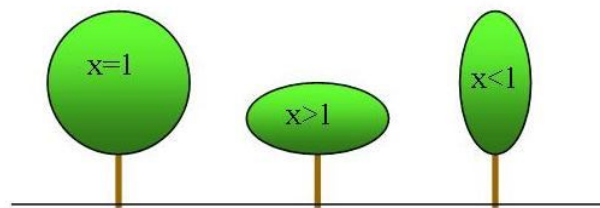
$$K_b = \frac{\sqrt{x^2 + \tan^2 \varphi}}{x + 1.774 \cdot (x + 1.182)^{-0.733}} \quad \text{Εξίσωση 61}$$

όπου

φ η γωνία ζενίθ του ηλίου

x μια παράμετρος που σχετίζεται με το σχήμα του θόλου και τη μέση κλίση των φύλλων του.

Η παράμετρος x υπολογίζεται ως το κλάσμα του οριζώντιου προς τον κάθετο άξονα του θόλου (Campbell 1986) και έχει συσχετιστεί εμπειρικά με τη μέση γωνία των φύλλων του θόλου (Campbell 1990, Wang and Jarvis 1988).



Εικόνα 8: Το σχήμα του θόλου όπως διαμορφώνεται για τις διάφορες τιμές x .

Στην απλούστερη περίπτωση ενός σφαιρικού θόλου, το x ισούται με 1 και ο K_b απλοποιείται σε

$$K_b = \frac{1}{2 \cos \varphi} \quad \text{Εξίσωση 62}$$

Για τιμές $x > 1$ ο θόλος παρουσιάζει πεπλατυσμένο σχήμα, ενώ για $x < 1$ το σχήμα είναι λογχοειδές (Εικ. 8).

Στα φυσικά οικοσυστήματα η δομή του θόλου προσομοιάζει περισσότερο το σφαιρικό σχήμα παρά τα άλλα, συνεπώς στις περιπτώσεις που δεν υπάρχουν στοιχεία για τη δομή του θόλου, η χρήση του απλοποιημένου K_b , δηλαδή η θεώρηση ότι το x ισούται με 1, είναι αποδεκτή και ικανή να καλύψει μεγάλο εύρος ειδών (Campbell and Norman 1998). Όπως προκύπτει από τις εξισώσεις 61 και 62, ο K_b μεταβάλλεται τόσο κατά τη διάρκεια της ημέρας όσο και κατά τη διάρκεια του έτους, αφού είναι άμεση συνάρτηση της γωνίας του ηλίου.

Υπομοντέλο PAR θόλου (5)

Όπως έχει αναφερθεί για τον υπολογισμό του τρόπου διακύμανσης της ακτινοβολίας από το θόλο επιλέχθηκε το μοντέλο του Goudriaan (1977), όπως αυτό συνοψίστηκε από τους De Pury & Farquhar (1997). Ο θόλος έχει χωριστεί σε 30 τμήματα, για τα οποία έχει υπολογιστεί το κλάσμα φύλλων φωτός και σκιάς, όπως έχει περιγραφεί παραπάνω, και για κάθε τμήμα με το συγκεκριμένο υπομοντέλο υπολογίζεται η ακτινοβολία που απορροφούν τα αντίστοιχα τμήματά του. Όπως έχει περιγραφεί στο αντίστοιχο κεφάλαιο, για τον υπολογισμό των κλασμάτων φωτός και σκιάς στο θόλο εμπλέκεται ο συντελεστής K_b , ο οποίος είναι ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας. Για τον υπολογισμό της ακτινοβολίας στα αντίστοιχα τμήματα, εκτός από τον K_b , εμπλέκεται και ο K_d , ο

οποίος ορίζεται ως συντελεστής απόσβεσης της διάχυτης ακτινοβολίας. Η διάχυτη ακτινοβολία είναι ουσιαστικά η σκεδαζόμενη ακτινοβολία από την ατμόσφαιρα και σε αντίθεση με την απευθείας ακτινοβολία προέρχεται από όλες τις κατευθύνσεις, συνεπώς ο θόλος την εκμεταλλεύεται με διαφορετικό τρόπο σε σχέση με την απευθείας ακτινοβολία. Ο συντελεστής απόσβεσης της διάχυτης ακτινοβολίας (K_d) υπολογίζεται από το συνδυασμό των εξισώσεων 63 και 64 (Campbell and Norman 1998)

$$K_d = -\frac{\ln \tau_d}{LAI} \quad \text{Εξίσωση 63}$$

με

$$\tau_d = 2 \cdot \int_0^{\pi/2} \tau_b \cdot \sin \phi \cdot \cos \phi \cdot d\phi \quad \text{Εξίσωση 64}$$

Σε πολλές περιπτώσεις για λόγους απλοποίησης και ειδικά στην περίπτωση που αναφερόμαστε σε σφαιρικό θόλο, ο συντελεστής K_d θεωρείται σταθερός με τιμές μεταξύ 0.7 και 0.8 (Campbell and Norman 1998, De Pury and Farquhar 1997, Spitters 1986).

Εκτός από την απευθείας και τη διάχυτη ακτινοβολία, μέσα στο θόλο προκύπτει και μια δευτερογενής διάχυτη ακτινοβολία, η οποία προέρχεται από το σκεδασμό των άλλων δύο από τα τμήματα του θόλου. Για τον υπολογισμό της σκεδαζόμενης ακτινοβολίας οι συντελεστές K_b και K_d τροποποιούνται πολλαπλασιαζόμενοι με την παράμετρο $\sqrt{1-\rho}$:

$$K' = K \cdot \sqrt{1-\rho} \quad \text{Εξίσωση 65}$$

όπου

K ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ή της διάχυτης ακτινοβολίας, κατά περίπτωση ρ ο συντελεστής ανακλαστικότητας του φύλλου

Οι τιμές του συντελεστή ανακλαστικότητας που χρησιμοποιεί το μοντέλο είναι 0.15 για την PAR και 0.8 για τη NIR ακτινοβολία.

Η ακτινοβολία που απορροφούν τα τμήματα που δέχονται την απευθείας ηλιακή ακτινοβολία ισούται με

$$PAR_{sun}(L) = PAR_{beam} + PAR_{shade}(L) \quad \text{Εξίσωση 66}$$

$$PAR_{beam} = (1-\rho) \cdot K_b \cdot PAR_{dir} \quad \text{Εξίσωση 67}$$

$$PAR_{shade}(L) = PAR_{diffuse}(L) + PAR_{scattered}(L) \quad \text{Εξίσωση 68}$$

$$PAR_{diffuse}(L) = (1 - p_{cb}) \cdot K'_d \cdot PAR_{dif} \cdot \exp(-K'_d \cdot L) \quad \text{Εξίσωση 69}$$

$$PAR_{scattered}(L) = PAR_{dir} \cdot \left((1 - p_{cb}) \cdot K'_b \cdot \exp(-K'_b \cdot L) - (1 - \rho) \cdot K_b \cdot \exp(-K_b \cdot L) \right) \quad \text{Εξίσωση 70}$$

Όπου

$PAR_{sun}(L)$ το ποσό της ακτινοβολίας για τα φωτιζόμενα τμήματα του θόλου σε βάθος L

PAR_{beam} η απευθείας ακτινοβολία

PAR_{shade} το ποσό της ακτινοβολίας για τα σκιαζόμενα τμήματα του θόλου σε βάθος L

$PAR_{diffuse}(L)$ η διάχυτη ακτινοβολία σε βάθος L

$PAR_{scattered}(L)$ η σκεδαζόμενη ακτινοβολία σε βάθος L

PAR_{dir} το ποσό της ακτινικής ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα

PAR_{dif} το ποσό της διάχυτης ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα

p_{cb} ο συντελεστής ανακλαστικότητας του θόλου για την απευθείας ακτινοβολία

p_{cd} ο συντελεστής ανακλαστικότητας του θόλου για τη διάχυτη ακτινοβολία

Ο συντελεστής p_{cb} υπολογίζεται από την εξίσωση

$$p_{cb} = \frac{2 \cdot p_h \cdot K_b}{K_b + 1} \quad \text{Εξίσωση 71}$$

Η παράμετρος p_h υπολογίζεται από την εξίσωση

$$p_h = \frac{1 - \sqrt{1 - \rho}}{1 + \sqrt{1 - \rho}} \quad \text{Εξίσωση 72}$$

Οι τιμές του συντελεστή p_{cd} είναι 0.057 για την ορατή ακτινοβολία και 0.389 για την υπέρυθη (De Pury & Farquhar 1997).

Οι παραπάνω εξισώσεις είναι κοινές για την PAR και τη NIR ακτινοβολία, με διαφοροποίηση των εκάστοτε συντελεστών απορρόφησης και ανακλαστικότητας. Π.χ. αν στις παραπάνω εξισώσεις χρησιμοποιήσουμε ως συντελεστή ανακλαστικότητας της PAR ακτινοβολίας ($=0.15$), τότε οι εξισώσεις 66-70 υπολογίζουν απορρόφηση της PAR ακτινοβολίας, ενώ αν χρησιμοποιήσουμε το συντελεστή ανακλαστικότητας της NIR ($=0.8$), την απορρόφηση της NIR ακτινοβολίας.

Υπομοντέλο συνολικής ακτινοβολίας θόλου (6)

Ο τρόπος που ο θόλος απορροφά την PAR και την NIR ακτινοβολία είναι ο ίδιος, με τη διαφορά να βρίσκεται στη χρήση διαφορετικών συντελεστών απορρόφησης, όπως προαναφέρθηκε. Προηγουμένως περιγράφηκε ο τρόπος με τον οποίον υπολογίζονται σε ένα πολυστρωματικό θόλο τα κλάσματα των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων για κάθε τμήμα του, καθώς και τα ποσά των ακτινοβολιών. Η συνολική ακτινοβολία που απορροφάται από τα φωτιζόμενα και σκιαζόμενα μέρη του θόλου προκύπτει από την ολοκλήρωση των εξισώσεων 66 και 68 αντίστοιχα και ισούται με

$$I_{\text{sun},j} = I_{\text{dif},j} \cdot (1 - p_{\text{cd},j}) \cdot K'_{\text{d},j} \cdot \Psi(K'_{\text{d},j} + K_b) + I_{\text{dir},j} \cdot (1 - p_{\text{cb},j}) \cdot K'_{\text{b},j} \cdot \Psi(K'_{\text{b},j} + K_b) + I_{\text{dir},j} \cdot (1 - \rho_j) \cdot K_b \cdot [\Psi(K_b) - \Psi(2K_b)] \quad \text{Εξίσωση 73}$$

για τα φωτιζόμενα μέρη

και

$$I_{\text{shade},j} = I_{\text{dif},j} \cdot (1 - p_{\text{cd},j}) \cdot K'_{\text{d},j} \cdot [\Psi(K'_{\text{d},j}) - \Psi(K'_{\text{d},j} + K_b)] + I_{\text{dir},j} \cdot (1 - p_{\text{cb},j}) \cdot K'_{\text{b},j} \cdot [\Psi(K'_{\text{b},j}) - \Psi(K'_{\text{b},j} + K_b)] - I_{\text{dir},j} \cdot (1 - \rho_j) \cdot K_b \cdot [\Psi(K_b) - \Psi(2K_b)] \quad \text{Εξίσωση 74}$$

για τα σκιαζόμενα μέρη

Όπου ο συντελεστής j που απαντάται στις εξισώσεις παίρνει την τιμή 1 για την PAR ακτινοβολία και 2 για την NIR ακτινοβολία.

Οι ποσότητες I_{dir} και I_{dif} αφορούν τις στιγμιαίες τιμές της PAR ή NIR ακτινοβολίας, εκφρασμένες σε $W m^{-2}$ και προκύπτουν από τις τιμές των εξισώσεων 50 και 51 ή 55 και 56 διαιρούμενες με την παράμετρο 4.6, η οποία όπως έχει αναλυθεί είναι η παράμετρος μετατροπής των τιμών από $W m^{-2}$ σε $\mu mol m^{-2} s^{-1}$.

Η ποσότητα $\Psi(x)$ χρησιμοποιείται για απλοποίηση της παρουσίασης των εξισώσεων και ισούται με

$$\Psi(x) = \int_0^L \exp(-x \cdot L) dL = \frac{1 - \exp(-x \cdot LAI)}{x} \quad \text{Εξίσωση 75}$$

Όπου x η εκάστοτε παράμετρος που αναφέρεται στην παρένθεση

Οι εξισώσεις 73 και 74 χρησιμοποιούνται αφενός για τον υπολογισμό την συνολικής απορροφώμενης PAR (APAR) και NIR ακτινοβολίας και αφετέρου για τον υπολογισμό της

θερμοκρασίας των δύο κατηγοριών φύλλων (sunlit και shaded), όπως αναλύεται στη συνέχεια.

Όσον αφορά τη θερμική ακτινοβολία, η ροή της στο θόλο χωρίζεται σε δύο κατηγορίες, την ανοδική ($I_{LW} \uparrow$) και την καθοδική ($I_{LW} \downarrow$). Οι αντίστοιχες ροές σε κάθε τμήμα του θόλου, κάτω από ισοθερμικές συνθήκες υπολογίζονται από τις εξισώσεις

$$\frac{I_{LW} \downarrow (L)}{\sigma T_{air}^4} = \left(\frac{e_f - (e_f - e_a) \exp(-K_d \cdot L) + (1 - e_f) [1 - \exp(-K_d \cdot L)]}{[e_f - (e_f - e_s) \exp(-K_d (LAI - L))]} \right) \quad \text{Εξίσωση 76}$$

Και

$$\frac{I_{LW} \uparrow (L)}{\sigma T_{air}^4} = \left(\frac{\begin{aligned} & e_f - (e_f - e_s) \exp(-K_d \cdot (LAI - L)) + [e_f - (e_f - e_a) \exp(-K_d L)] \\ & \cdot \left\{ \begin{aligned} & (1 - e_f) [1 - \exp(-K_d \cdot (LAI - L))] \\ & + (1 - e_s) \exp(-2K_d (LAI - L)) \end{aligned} \right\} \\ & + e_f (1 - e_s) \exp(-K_d (LAI - L)) \cdot [1 - \exp(-K_d (LAI - L))] \end{aligned}} \right) \quad \text{Εξίσωση 77}$$

Οι παραπάνω εξισώσεις υπολογίζουν τις ροές της ανοδικής και καθοδικής θερμικής ακτινοβολίας για κάθε τμήμα του θόλου. Η συνολική απορροφώμενη θερμική ακτινοβολία από τα φύλλα φωτός και φύλλα σκιάς του θόλου υπολογίζονται από τις εξισώσεις

$$I_{sun,LW} = \int_0^{LAI} \exp(-K_b L) d(I_{LW} \uparrow - I_{LW} \downarrow) \quad \text{Εξίσωση 78}$$

Και

$$I_{shade,LW} = \int_0^{LAI} (1 - \exp(-K_b L)) d(I_{LW} \uparrow - I_{LW} \downarrow) \quad \text{Εξίσωση 79}$$

Με αντικατάσταση των εξισώσεων 45 και 76 στις εξισώσεις 77 και 78 προκύπτει ότι

$$I_{sun,LW} = -K_d \cdot \sigma \cdot T_{air}^4 \cdot \left[\begin{aligned} & e_f \cdot (1 - e_a) \cdot \Psi(K_b + K_d) + (1 - e_s) \\ & \cdot (e_f - e_a) \cdot \Psi(2K_d) \cdot \Psi(K_b - K_d) \end{aligned} \right] \quad \text{Εξίσωση 80}$$

και

$$I_{shade,LW} = -K_d \cdot \sigma \cdot T_{air}^4 \cdot \left[\begin{aligned} & e_f \cdot (1 - e_a) \cdot \Psi(K_d) + (1 - e_s) \\ & \cdot (e_f - e_a) e^{-K_d \cdot L} \cdot \Psi(K_d) \end{aligned} \right] - I_{sun,LW} \quad \text{Εξίσωση 81}$$

Με βάση τις παραπάνω εξισώσεις υπολογίζεται η συνολική καθαρή απορροφώμενη ακτινοβολία από τα δύο είδη φύλλων του θόλου, τα sunlit και τα shaded σε κάθε βήμα. Η απορροφώμενη ακτινοβολία από τα sunlit φύλλα υπολογίζεται από τις εξισώσεις

$$I_{\text{sun}} = I_{\text{sun},1} + I_{\text{sun},2} + I_{\text{sun,LW}} \quad \text{Εξίσωση 82}$$

Και για τα shaded φύλλα

$$I_{\text{shade}} = I_{\text{shade},1} + I_{\text{shade},2} + I_{\text{shade,LW}} \quad \text{Εξίσωση 83}$$

Υπομοντέλο αγωγιμότητας στομάτων (7)

Ο σωστός υπολογισμός της αγωγιμότητας των φύλλων του θόλου είναι κρίσιμος για τον υπολογισμό της θερμοκρασίας των φύλλων και της συνολικής διαπνοής. Τα σημαντικότερα είδη αγωγιμότητας είναι η αγωγιμότητα ακτινοβολίας (G_r), η συνολική αγωγιμότητα των στομάτων για την κίνηση του H_2O (G_w) και η συνολική αγωγιμότητα για τη μεταφορά θερμότητας (G_h). Οι παραπάνω τρεις αγωγιμότητες για τα φωτιζόμενα ή σκιαζόμενα φύλλα υπολογίζονται από τις εξισώσεις που ισχύουν για ένα φύλλο ολοκληρωμένες στο θόλο, σύμφωνα με τις Εξ. 84-86.

$$G_r = \left[\frac{4\sigma T_{\text{air}}^3 K_d e_f}{c_p} \right] \left[\Psi \{K_b + K_d\} + \frac{\exp(-K_d \text{LAI}) - \exp(-K_b \text{LAI})}{K_b - K_d} \right] \quad \text{Εξίσωση 84}$$

$$G_{w,i} = \frac{1}{G_a^{-1} + G_b^{-1} + G_{s,i}^{-1}}$$

Εξίσωση 85

$$G_h = \frac{1}{G_a^{-1} + G_b^{-1}} \quad \text{Εξίσωση 86}$$

Όπου

G_s η συνολική αγωγιμότητα των στομάτων για τα φωτιζόμενα ή σκιαζόμενα μέρη

G_a η αεροδυναμική αγωγιμότητα του θόλου

G_b η αγωγιμότητα του οριακού στρώματος σε επίπεδο θόλου

Το σύμβολο i δηλώνει αναφορά στο φωτιζόμενο ή σκιαζόμενο τμήμα του θόλου.

Ο υπολογισμός των παραμέτρων G_a και G_b είναι αρκετά πολύπλοκος και περιλαμβάνει ένα σύστημα εξισώσεων με κύριες παραμέτρους εισόδου την ταχύτητα του ανέμου και τις χαρακτηριστικές διαστάσεις του φύλλου (Campbell and Norman 1998, Campbell 1986).

Δεδομένου ότι η ταχύτητα του ανέμου είναι μια παράμετρος που δεν καταγράφεται πολύ συχνά από μετεωρολογικούς σταθμούς και οι χαρακτηριστικές διαστάσεις του φύλλου αλλάζουν τόσο μεταξύ των ειδών, όσο και δυναμικά κατά τη διάρκεια του έτους, επιλέχθηκε η χρήση σταθερών βιβλιογραφικών τιμών για τις συγκεκριμένες παραμέτρους. Η τιμή της αεροδυναμικής αγωγιμότητας μπορεί να παραληφθεί, αφού λόγω του ότι είναι πολύ μεγαλύτερη από την αγωγιμότητα των στομάτων, η επίδρασή της στον υπολογισμό της συνολικής αγωγιμότητας του θόλου είναι αμελητέα (Whitley *et al.* 2009), ενώ οι τιμές της αγωγιμότητας οριακού στρώματος για κάθε είδος παρουσιάζονται στον Πίνακα 3, κατά τους White *et al.* (2000). Η παραπάνω κατηγοριοποίηση παρόλα αυτά δεν έχει γίνει για τα συγκεκριμένα είδη, αλλά για τύπους οικοσυστημάτων. Σε άλλα μοντέλα, η αγωγιμότητα οριακού στρώματος θεωρείται σταθερή και ίση με $1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Dufrêne *et al.* 2005)

Πίνακας 3: Οι τιμές αγωγιμότητας οριακού στρώματος που χρησιμοποιούνται ως σταθερές στο μοντέλο

Είδος	G_b ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>Arbutus unedo</i>	0.8
<i>Phlomis fruticosa</i>	0.8
<i>Quercus frainetto</i>	0.4

Η παράμετρος G_s υπολογίζεται ως το άθροισμα των αγωγιμοτήτων του φύλλου (g_s) για τα φύλλα φωτός και σκιάς ξεχωριστά.

$$G_{s,\text{sun}} = g_{s,\text{sun}} \cdot \text{LAI}_{\text{sun}} \quad \text{Εξίσωση 87}$$

Και

$$G_{s,\text{shade}} = g_{s,\text{shade}} \cdot \text{LAI}_{\text{shade}} \quad \text{Εξίσωση 88}$$

Για τη μοντελοποίηση της αγωγιμότητας των στομάτων σε επίπεδο φύλλου (g_s) πραγματοποιήθηκαν ταυτόχρονα με τις καμπύλες εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από PAR και T και τυχαίες μετρήσεις φωτοσύνθεσης σε φύλλα φωτός και σκιάς για κάθε είδος στις τρέχουσες περιβαλλοντικές συνθήκες σε κάθε περίπτωση. Ο σκοπός ήταν η διερεύνηση και η μαθηματική αποτύπωση της συμμεταβολής του ρυθμού φωτοσύνθεσης και της αγωγιμότητας των στομάτων και η εξαγωγή μιας εμπειρικής συσχέτισης. Ο τρόπος εργασίας σε αυτή την περίπτωση κινήθηκε περισσότερο στη φιλοσοφία των ημι-

εμπειρικών μοντέλων αγωγιμότητας με σκοπό να αποφευχθεί η ανάγκη για μεγάλη παραμετροποίηση που θα απαιτούσε ένα μοντέλο τύπου Jarvis και ταυτόχρονα από τη μοντελοποιημένη τιμή φωτοσύνθεσης να μπορούμε να εξάγουμε και την τιμή της αγωγιμότητας.

Υπομοντέλο θερμοκρασίας φύλλων (8)

Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, κάθε χρονική στιγμή διακρίνονται δύο κατηγορίες φύλλων στο θόλο, αυτά που δέχονται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία και αυτά που σκιάζονται. Έχει αναφερθεί επίσης ότι η θερμοκρασία των φύλλων μπορεί να είναι αρκετά διαφορετική από αυτή του αέρα, ειδικά για τα φύλλα που δέχονται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία.

Η θερμοκρασία των φωτιζόμενων ή σκιαζόμενων φύλλων υπολογίζεται από την εξίσωση

$$T_i = T_{air} + \Delta T_i \quad \text{Εξίσωση 89}$$

Όπου η παράμετρος i υποδηλώνει αναφορά στο φωτιζόμενο/σκιαζόμενο τμήμα

T_{air} η θερμοκρασία του αέρα

ΔT η διαφορά θερμοκρασίας μεταξύ των φύλλων και του αέρα

Το ΔT_i υπολογίζεται από την εξίσωση

$$\Delta T_i = \frac{\gamma^*}{s + \gamma^*} \left(\frac{I_i}{c_p \cdot (G_{h,i} + G_{r,i})} - \frac{VPD_a}{s + \gamma^*} \right) \quad \text{Εξίσωση 90}$$

Όπου

I_i το I_{sun} ή I_{shade} , όπως υπολογίζονται από τις Εξ.82 και 83 αντίστοιχα

γ^* η τροποποιημένη σταθερά ψυχομετρίας

VPD_a το VPD της ατμόσφαιρας

Η παράμετρος γ^* σχετίζεται με τη σταθερά ψυχομετρίας με τη σχέση

$$\gamma^* = \gamma \frac{G_{h,i} + G_{r,i}}{G_{w,i}} \quad \text{Εξίσωση 91}$$

Όπου

G_w η συνολική στοματική αγωγιμότητα για το H_2O

G_h η συνολική αγωγιμότητα για τη μεταφορά θερμότητας από την επιφάνεια

G_r η αγωγιμότητα ακτινοβολίας

Υπομοντέλο κλιμάκωσης A_{max} στο θόλο (9)

Καθώς το φωτεινό ιστορικό σε κάθε τμήμα του θόλου είναι διαφορετικό όσο προχωράμε από τα εξωτερικά τμήματα στα εσωτερικά, οι φωτοσυνθετικές παράμετροι αλλάζουν λόγω εγκλιματισμού ως αποτέλεσμα του φωτεινού ιστορικού των διαφόρων τμημάτων του θόλου. Από τις παραμέτρους της non-rectangular hyperbola (Εξ. 29) περισσότερο επηρεάζεται το A_{max} και παρουσιάζει σημαντική μείωση μέσα στο θόλο (Acock *et al.* 1978, Ellsworth and Reich 1993), ενώ οι παράμετροι α και θ θεωρούνται σταθερές (Sands 1995, Thornley 2002).

Η παράμετρος A_{max} για κάθε τμήμα του θόλου παρουσιάζει εκθετική μείωση και υπολογίζεται κατ'αναλογία με την εξίσωση μείωσης της μέσης ακτινοβολίας του θόλου (Thornley and Johnson 2000):

$$A_{max}(L) = A_{max}^0 \cdot e^{-K_{Amax}L}$$

Εξίσωση 92

όπου

A_{max}^0 το A_{max} των εξωτερικών φύλλων του θόλου

K_{Amax} ο αντίστοιχος συντελεστής απόσβεσης του A_{max}

L το συνολικό υπερκείμενο LAI για κάθε τμήμα

Βιβλιογραφικές τιμές για το K_{Amax} δεν υπάρχουν και γενικά η βιβλιογραφική ενασχόληση με το θέμα είναι μικρή. Σε μερικές περιπτώσεις χρησιμοποιείται μια εναλλακτική μορφή της εξίσωσης

$$A_{max}(L) = A_{max}^0 \cdot e^{-K_{Amax} \frac{L}{LAI}} \quad \text{Εξίσωση 93}$$

όπου

L το σημείο του θόλου που αναφερόμαστε με υπερκείμενο LAI=L

και ως συντελεστής απόσβεσης του A_{max} θεωρείται ο συντελεστής απόσβεσης της ακτινοβολίας. Με αυτόν τον τρόπο βέβαια γίνεται σημαντική υποεκτίμηση του A_{max} των φύλλων που βρίσκονται στα χαμηλά στρώματα του θόλου, αλλά αυτή η υποεκτίμηση

θεωρείται ότι δεν εισάγει μεγάλο σφάλμα στον υπολογισμό της συνολικής παραγωγικότητας του θόλου, αφού τα φύλλα των χαμηλών στρωμάτων βρίσκονται κατά τη μεγαλύτερη διάρκεια της ημέρας στη σκιά και συνεπώς η συνεισφορά τους στον υπολογισμό της συνολικής φωτοσύνθεσης είναι μικρή (Thornley 2002).

Για τον καθορισμό του K_{Amax} πραγματοποιήθηκαν εκτός από τα φύλλα φωτός μετρήσεις και στα φύλλα σκιάς και στη συνέχεια η Εξ. 92 λύθηκε ως προς K_{Amax} για τον προσδιορισμό του για κάθε εποχή και για κάθε είδος.

Όσον αφορά τις παραμέτρους α και θ , αυτές θεωρήθηκαν σταθερές μέσα στο θόλο και ίσες με αυτές των φύλλων φωτός (Thornley 2002, Sands 1995).

Υπομοντέλο VPD (10)

Το VPD της ατμόσφαιρας είναι μια παράμετρος πολύ σημαντική τόσο για τον υπολογισμό της θερμοκρασίας των φύλλων, όσο και της διαπνοής. Υπολογίζεται με βάση την κορεσμένη πίεση υδρατμών (ϵ_s) και είναι συνάρτηση της θερμοκρασίας και της σχετικής υγρασίας της ατμόσφαιρας. Η κορεσμένη πίεση υδρατμών υπολογίζεται από την εξίσωση

$$\epsilon_s = 0.611 \cdot \exp\left(\frac{17.502 \cdot T_{air}}{240.97 + T_{air}}\right) \quad \text{Εξίσωση 94}$$

Το VPD_a , το έλλειμμα δηλαδή υδρατμών στην ατμόσφαιρα, υπολογίζεται από την εξίσωση

$$VPD_a = \epsilon_s \cdot (1 - RH) \quad \text{Εξίσωση 95}$$

όπου RH η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας (0-1)

Το VPD_a που υπολογίζεται από την εξίσωση 94 έχει μονάδες το kPa. Στην περίπτωση που η αναφορά του VPD_a πρέπει να γίνει σε σχετικές μονάδες, η εξίσωση 94 διαιρείται με την ατμοσφαιρική πίεση (p_a), η οποία είναι ίση με 101 kPa.

Υπομοντέλο φωτοσύνθεσης θόλου (11)

Το υπομοντέλο φωτοσύνθεσης θόλου χρησιμοποιεί την τροποποιημένη non-rectangular hyperbola (Εξ. 29) και σε συνδυασμό με τις εξισώσεις υπολογισμού της PAR για κάθε

τιμήματα του θόλου (φωτός ή σκιάς) (Εξ. 66 και 68), καθώς και τον τρόπο κλιμάκωσης του A_{\max} στο θόλο (Εξ. 92) υπολογίζει το ρυθμό φωτοσύνθεσης των φύλλων που δέχονται απευθείας ακτινοβολία (A_{sun}) και των φύλλων που σκιάζονται (A_{shade}) για καθένα από τα 30 τμήματα του θόλου ξεχωριστά.

Υπομοντέλο διαπνοής θόλου (12)

Όπως έχει αναφερθεί, η διαπνοή του φύλλου και κατ'επέκταση του θόλου υπολογίζεται από τη λύση της εξίσωσης ισοζυγίου ενέργειας και της εξίσωσης Penman-Monteith που προκύπτει από αυτή. Στην περίπτωση που η θερμοκρασία του φύλλου, άρα και η κορεσμένη τάση ατμών στην επιφάνεια του φύλλου είναι γνωστή, η εξίσωση απλοποιείται σε

$$Tr = g_s \cdot D_s \quad \text{Εξίσωση 96}$$

Στην περίπτωση του μοντέλου two Big Leaf, η διαπνοή για κάθε τμήμα υπολογίζεται ως

$$Tr_i = G_{s,i} \cdot D_{s,i} = G_{w,i} \cdot \frac{(VPD_a + s \cdot \Delta T_i)}{p_a} \quad \text{Εξίσωση 97}$$

όπου p_a η ατμοσφαιρική πίεση

το σύμβολο i δηλώνει αναφορά στο φωτιζόμενο ή σκιαζόμενο τμήμα του θόλου

Η παράμετρος s (kPa), που αποτελεί την κλίση της καμπύλης της κορεσμένης πίεσης υδρατμών σε σχέση με τη θερμοκρασία, υπολογίζεται από την Εξ. 98, σύμφωνα με την οποία:

$$s = \frac{4217.5 \cdot \varepsilon_s}{(240.97 + T_{\text{air}})^2} \quad \text{Εξίσωση 98}$$

Τελικά, η συνολική διαπνοή του θόλου υπολογίζεται από την εξίσωση

$$Tr = Tr_{\text{sun}} + Tr_{\text{shade}} \quad \text{Εξίσωση 99}$$

Ο ρυθμός διαπνοής που υπολογίζεται από τις παραπάνω εξισώσεις εκφράζεται σε μονάδες $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, τις μονάδες δηλαδή του G_w . Δεδομένου ότι τις περισσότερες φορές οι ροές H_2O εκφράζονται σε μονάδες mm , το οποίο είναι ισοδύναμο με $10^{-3} \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-2}$ εδαφικής επιφάνειας (Granier, 1999), οι τιμές που προκύπτουν από την Εξ. 100 διαρούνται με την

τιμή 55.5, η οποία είναι η ποσότητα των mol που περιέχονται σε $10^{-3} \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O}$.

Υπομοντέλο παραγωγικότητας (13)

Ο συνολικός ρυθμός φωτοσύνθεσης του θόλου υπολογίζεται ως το άθροισμα των ρυθμών φωτοσύνθεσης των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων μερών όλων των τμημάτων του θόλου

$$\text{GPP} = \sum_0^{\text{LAI}} (A_{\text{sun}} \cdot \text{LAI}_{\text{sun}} + A_{\text{shade}} \cdot \text{LAI}_{\text{shade}}) \quad \text{Εξίσωση 100}$$

Όπου

LAI_{sun} το LAI των φύλλων του αναφερόμενου τμήματος του θόλου που δέχονται απευθείας ακτινοβολία

$\text{LAI}_{\text{shade}}$ το LAI των φύλλων του αναφερόμενου τμήματος του θόλου που σκιάζονται

A_{sun} ο ρυθμός φωτοσύνθεσης των φύλλων του L_{sun}

A_{shade} ο ρυθμός φωτοσύνθεσης των φύλλων που L_{shade}

Οι ποσότητες LAI_{sun} , $\text{LAI}_{\text{shade}}$ και A_{sun} , A_{shade} υπολογίζονται από τα υπομοντέλα LAI και φωτοσύνθεσης θόλου αντίστοιχα.

Τρόποι μετασχηματισμού ελλειπών μετεωρολογικών παραμέτρων

Οι μετεωρολογικές παράμετροι εισάγονται στο μοντέλο από δεδομένα καταγραφών από μετεωρολογικούς σταθμούς. Οι παράμετροι αφορούν την ηλιακή ακτινοβολία (PAR), τη θερμοκρασία και τη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας. Σε περίπτωση που υπάρχουν πλήρη δεδομένα, αυτά χρησιμοποιούνται από το μοντέλο ως έχουν, αλλά λόγω του ότι δεν είναι πάντα διαθέσιμα ή μπορεί να είναι ελλιπή, χρειάζονται κάποιοι χειρισμοί και προσεγγίσεις, ώστε να βελτιωθούν ή να «δημιουργηθούν». Για παράδειγμα, η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας είναι μια παράμετρος η οποία δεν απαντάται συχνά σε μετεωρολογικά δεδομένα, ή η ηλιακή ακτινοβολία δεν διαχωρίζεται πρωτογενώς σε απευθείας και διάχυτη.

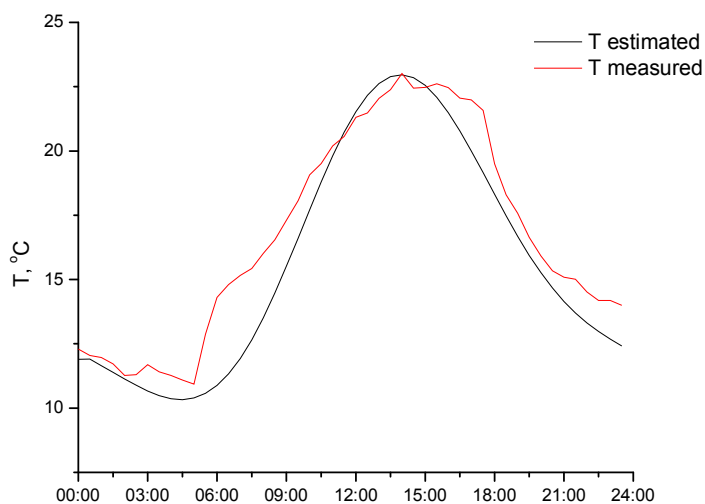
Θερμοκρασία αέρα

Ανάμεσα στα ιστορικά δεδομένα μετεωρολογικών σταθμών συναντούμε συχνότερα καταγραφές που αφορούν τη μέγιστη και την ελάχιστη ημερήσια θερμοκρασία, αλλά

σπανιότερα τις στιγμιαίες τιμές της. Για να υπολογίσουμε τις στιγμιαίες τιμές θερμοκρασίας από τη μέγιστη και την ελάχιστη, θεωρούμε ότι η ελάχιστη θερμοκρασία παρατηρείται ακριβώς πριν την ανατολή του ηλίου και η μέγιστη δύο ώρες μετά το ηλιακό μεσημέρι (Campbell and Norman 1998). Η στιγμιαία θερμοκρασία τελικά υπολογίζεται ως ημιτονοειδής συνάρτηση της μέγιστης (T_{max}), της ελάχιστης (T_{min}) και της ώρας της ημέρας, σύμφωνα με την εξίσωση

$$T(t) = T_{min} + \left(0.44 - 0.46 \sin\left(\frac{\pi t}{12} + 0.9\right) + 0.11 \sin\left(\frac{2\pi t}{12} + 0.9\right) \right) \cdot (T_{max} - T_{min}) \quad \text{Εξίσωση 101}$$

Η στιγμιαία θερμοκρασία με αυτόν τον τρόπο μπορεί να υπολογιστεί με βάση την μέγιστη και την ελάχιστη ημερήσια θερμοκρασία.



Σχήμα 7. Ημερήσια διακύμανση των στιγμιαίων τιμών θερμοκρασίας και των μοντελοποιημένων με βάση της Εξ. 101.

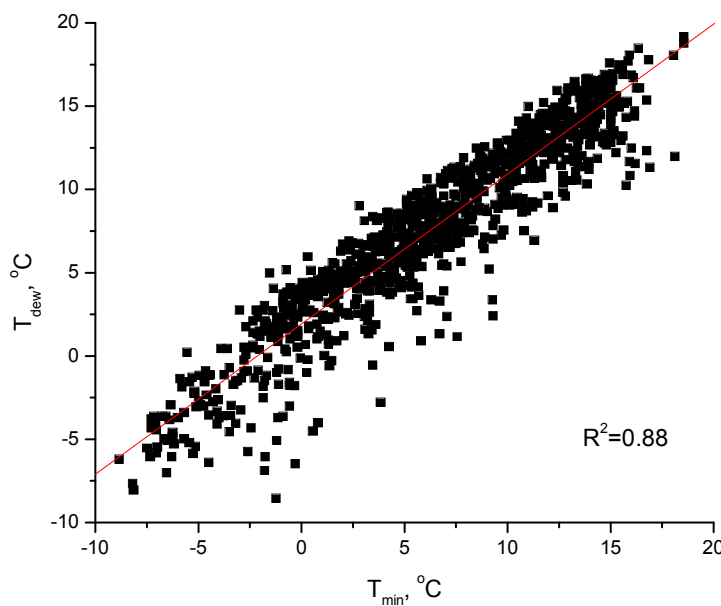
Παράδειγμα λειτουργίας της εξίσωσης 101 παρουσιάζεται στο Σχ. 7 για ένα σετ μοντελοποιημένων και μετρημένων τιμών.

Υγρασία της ατμόσφαιρας

Η υγρασία της ατμόσφαιρας εκφράζεται είτε μέσω της σχετικής υγρασίας (relative humidity) είτε μέσω του ελλείμματος της τάσης των ατμών (vapor pressure deficit). Στην πρώτη περίπτωση η ποσότητα είναι αδιάστατη και εκφράζεται σαν την εκατοστιαία συγκέντρωση της ποσότητας των υδρατμών, ενώ στη δεύτερη περίπτωση η ποσότητα

μπορεί είτε να παρουσιάζεται με μονάδες πίεσης (kPa) είτε να είναι αδιάστατη, στην περίπτωση που διαιρείται με την ατμοσφαιρική πίεση.

Η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας είναι ακόμη μια παράμετρος η οποία δεν μετράται συχνά από μετεωρολογικούς σταθμούς. Σε πολλές περιπτώσεις για λόγους ευκολίας θεωρείται ότι η ελάχιστη θερμοκρασία της ημέρας ισούται με τη θερμοκρασία του σημείου δρόσου και κατόπιν η εξίσωση 94 λύνεται ως προς τη σχετική υγρασία.



Σχήμα 8: Το σημείο δρόσου σε σχέση με την ελάχιστη ημερήσια θερμοκρασία για την περιοχή των Ιωαννίνων.

Παρόλο που πιο εξεζητημένες και πολύπλοκες σχέσεις έχουν αναπτυχθεί για τον υπολογισμό της σχετικής υγρασίας με βάση τη θερμοκρασία ή/και τη βροχόπτωση (Kimball *et al.* 1997, Thornton 2000), η θεώρηση πως η ελάχιστη θερμοκρασία ταυτίζεται με τη θερμοκρασία του σημείου δρόσου είναι ικανοποιητική σε μια προσέγγιση κατά την οποία απουσιάζουν δεδομένα σχετικής υγρασίας. Στο Σχ. 8 παρουσιάζεται η σχέση της ελάχιστης ημερήσιας θερμοκρασίας με τη θερμοκρασία δρόσου για την περιοχή των Ιωαννίνων.

Υπολογισμός δεδομένων ακτινοβολίας με βάση το ημερήσιο εύρος θερμοκρασίας

Έχει παρατηρηθεί και καταγραφεί μια ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της ατμοσφαιρικής

διάδοσης (τ) και του ημερησίου εύρους θερμοκρασίας. Η λογική αυτής της σχέσης βρίσκεται στο ότι όταν το τ είναι χαμηλό, στην ατμόσφαιρα υπάρχει υψηλό ποσοστό νέφωσης και όταν συμβαίνει αυτό το ημερήσιο εύρος της θερμοκρασίας είναι μικρότερο.

Η σχέση μεταξύ τ και ημερησίου εύρους θερμοκρασίας έχει αποτυπωθεί μαθηματικά με την εξίσωση (Bristow and Campbell, 1984)

$$\tau = A \left[1 - \exp(-B\Delta T^C) \right] \quad \text{Εξίσωση 102}$$

Όπου

ΔT το ημερήσιο θερμοκρασιακό εύρος ($T_{\max} - T_{\min}$)

A και C εμπειρικές παράμετροι που καθορίζονται για κάθε τοποθεσία

B μια παράμετρος που σχετίζεται με τη μέση θερμοκρασία του μήνα

Οι παράμετροι A και B κανονικά πρέπει να υπολογιστούν από μετρημένες τιμές ακτινοβολίας για κάθε τοποθεσία στην οποία εφαρμόζονται. Οι τιμές για το αυθεντικό δημοσιευμένο μοντέλο είναι $A=0.7$ και $C=2.4$.

Η παράμετρος B υπολογίζεται από την εξίσωση

$$B = 0.036 * \exp(-0.154 * \overline{\Delta T}) \quad \text{Εξίσωση 103}$$

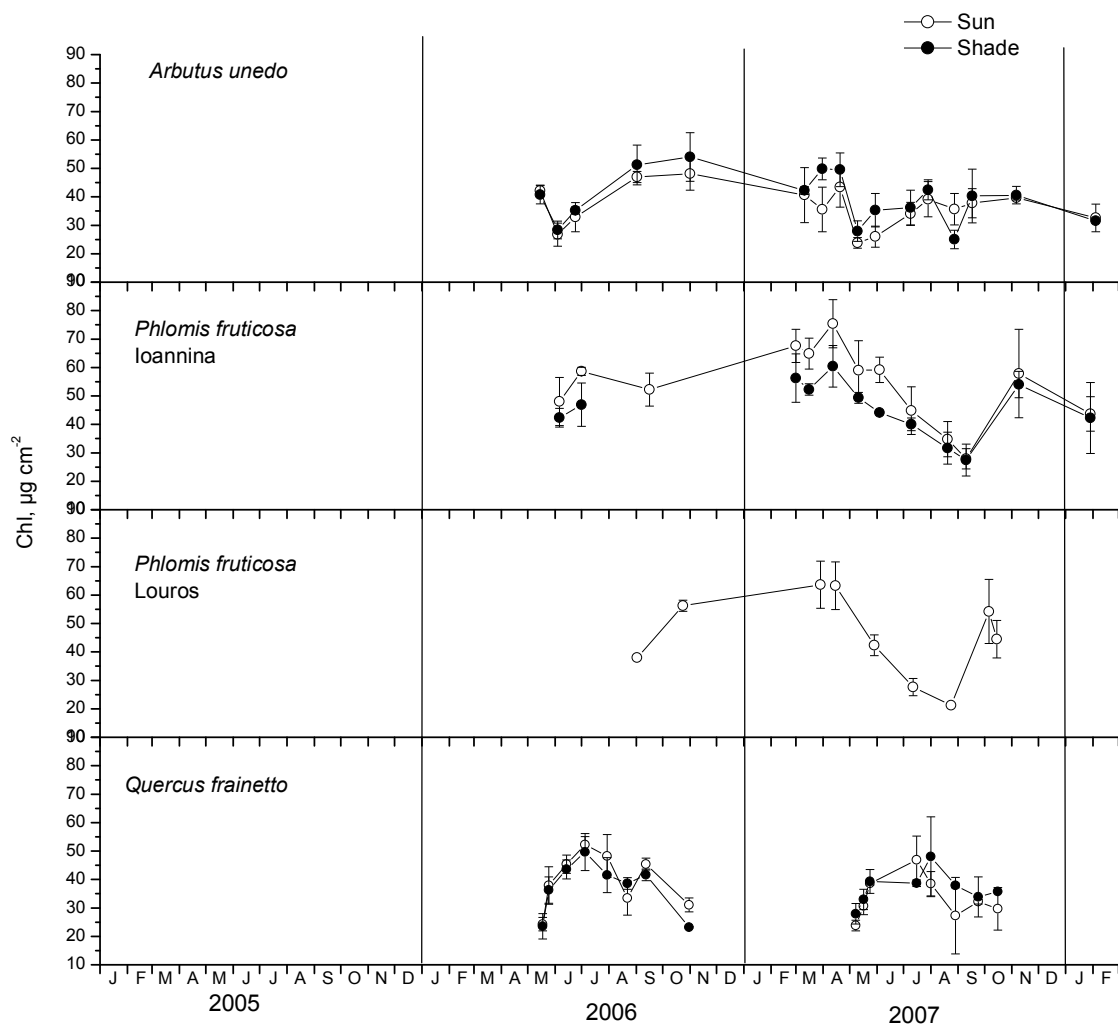
Όπου $\overline{\Delta T}$ το μέσο ΔT του μήνα.

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Τα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής διακρίνονται σε τέσσερις υποενότητες. Η πρώτη αφορά τις εποχιακές διακυμάνσεις των οικοφυσιολογικών παραμέτρων και του ρυθμού φωτοσύνθεσης για κάθε είδος, όπως αυτές προέκυψαν από τις μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν στο πεδίο για τις τέσσερις περιοχές μελέτης. Η δεύτερη υποενότητα αφορά την μοντελοποίηση των φυσιολογικών διεργασιών (φωτοσύνθεσης και αγωγιμότητας στομάτων) σε επίπεδο φύλλου. Σημαντικά σημεία είναι η ανάπτυξη μιας νέας εξίσωσης εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από την PAR και η εισαγωγή των οικοφυσιολογικών και μετεωρολογικών παραμέτρων που μετρήθηκαν στο πεδίο για την παραμετροποίησή της. Η τρίτη υποενότητα αφορά την ανάπτυξη ενός μοντέλου παραγωγικότητας και διαπνοής σε επίπεδο θόλου, μέσω της χρήσης υπαρχόντων μοντέλων κλιμάκωσης των φυσιολογικών διεργασιών. Το μοντέλο παραγωγικότητας που αναπτύχθηκε χρησιμοποιήθηκε για τον υπολογισμό της παραγωγικότητας των μελετούμενων οικοσυστημάτων για μια αναπτυξιακή περίοδο. Η τέταρτη υποενότητα αφορά την παραμετροποίηση ενός μοντέλου LUE με σκοπό την ενσωμάτωση σε αυτό φυσιολογικής ερμηνείας των μηχανισμών του.

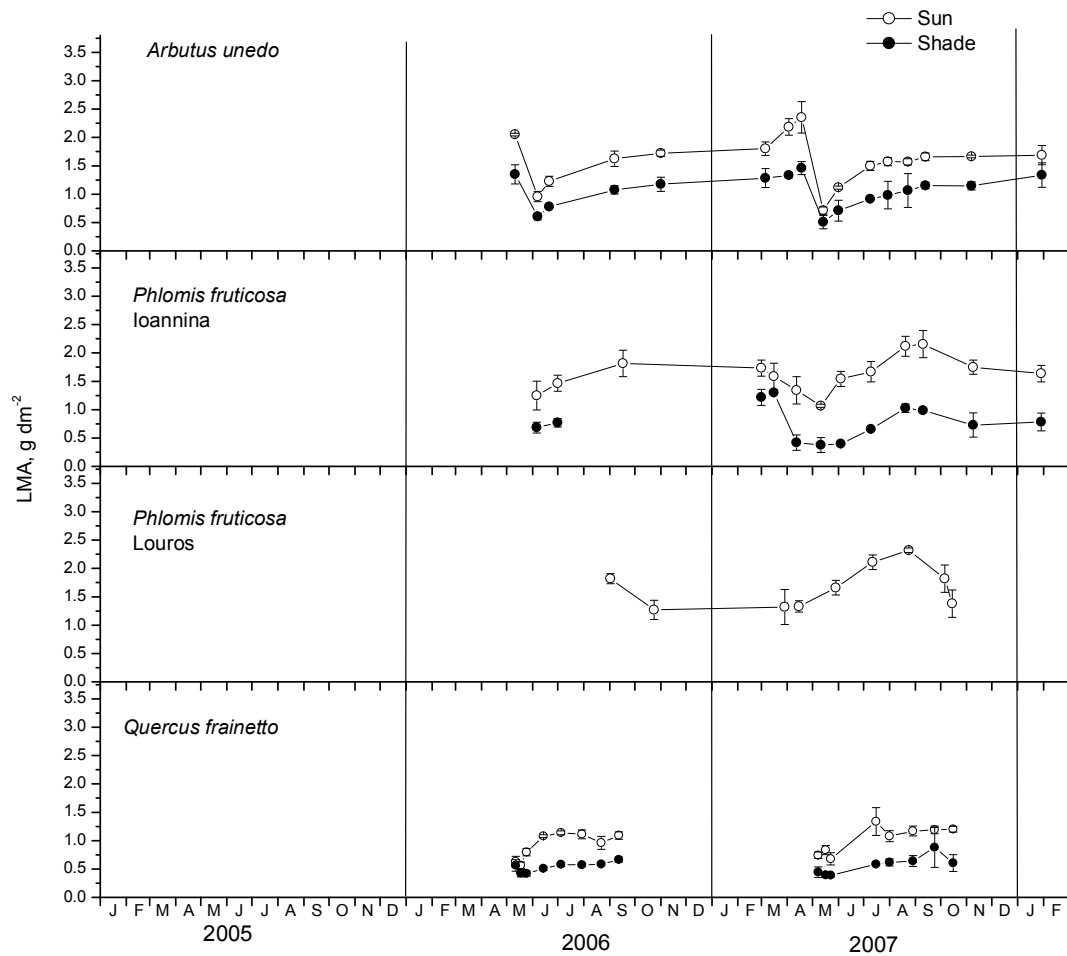
Οικοφυσιολογικές μετρήσεις πεδίου

Τα αποτελέσματα των οικοφυσιολογικών μετρήσεων πεδίου για τα τρία μελετούμενα είδη που αφορούν τη συγκέντρωση των χλωροφυλλών, το LMA, το πρωινό δυναμικό νερού και το LAI, παρουσιάζονται στα σχήματα 9, 10, 11 και 12 αντίστοιχα. Όσον αφορά τη συγκέντρωση των χλωροφυλλών, μπορούμε να παρατηρήσουμε την αποτύπωση της διαφορετικότητας των λειτουργικών ομάδων στο εποχιακό τους πρότυπο (Σχ. 9). Το είδος *Arbutus unedo*, ως αείφυλλο, παρουσιάζει σχεδόν σταθερή συγκέντρωση χλωροφυλλών καθ' όλη τη διάρκεια της αναπτυξιακής περιόδου, με εξαίρεση την αρχή της άνοιξης, όπου τα νέα φύλλα εκπτύσσονται. Το είδος *Phlomis fruticosa* και στις δύο περιοχές παρουσιάζει έντονη μείωση της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών κατά την καλοκαιρινή περίοδο, η οποία θα μπορούσε να αποδοθεί στην καλοκαιρινή καταπόνηση λόγω ξηρασίας, ενώ κατά την εαρινή περίοδο παρουσιάζει το μέγιστο της ετήσιας συγκέντρωσης χλωροφυλλών, το οποίο αποτελεί το μέγιστο από όλα τα μελετούμενα είδη.



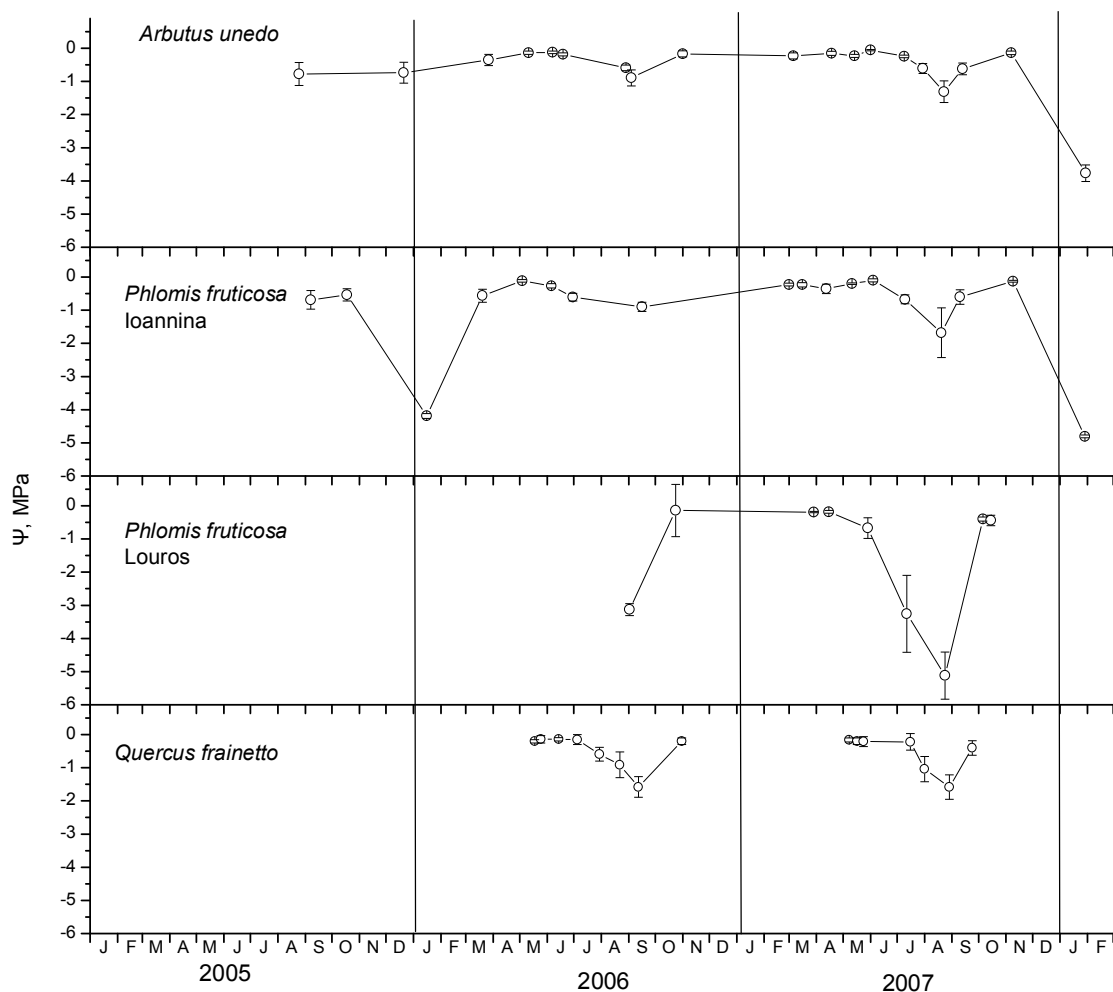
Σχήμα 9. Εποχιακή διακύμανση της συγκέντρωσης των συνολικών χλωροφυλλών φύλλων φωτός και σκιάς για τα τρία μελετούμενα είδη.

Τέλος, το είδος *Quercus frainetto* παρουσιάζει την τυπική εικόνα φυλλοβόλου: αύξηση της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών κατά την περίοδο έκπτυξης των φύλλων, σταθεροποίηση κατά την καλοκαιρινή περίοδο και μείωση κατά την περίοδο πτώσης. Αξιοσημείωτο είναι ότι, ενώ στα είδη *Phlomis fruticosa* και *Quercus frainetto* η συγκέντρωση χλωροφυλλών των φύλλων φωτός είναι υψηλότερη από αυτή των φύλλων σκιάς, στο είδος *Arbutus unedo* συμβαίνει το αντίθετο. Ωστόσο, αν οι συγκεντρώσεις των χλωροφυλλών εκφραστούν ανά μονάδα ξηρού βάρους, για όλα τα μελετούμενα είδη η συγκέντρωση χλωροφυλλών των φύλλων σκιάς είναι μεγαλύτερη από αυτή των φύλλων φωτός.



Σχήμα 10. Εποχιακή διακύμανση του LMA για τα τρία μελετούμενα είδη.

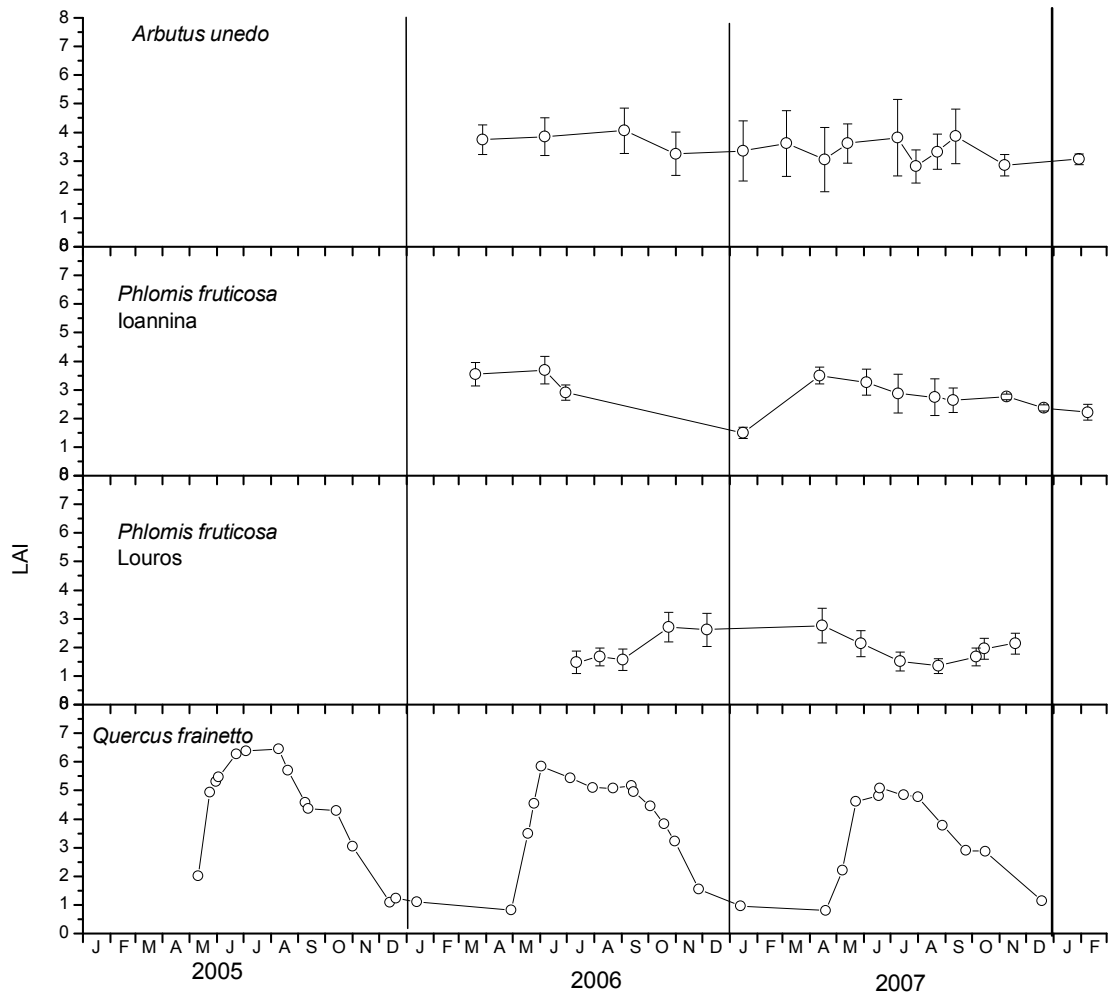
Παρόμοια εικόνα παρουσιάζεται για τον δείκτη LMA (Σχ. 10), με σαφέστερο διαχωρισμό μεταξύ φύλλων φωτός (υψηλή τιμή LMA) και φύλλων σκιάς (χαμηλή τιμή LMA) και για τα τρία είδη. Παρατηρούμε ότι το είδος *Phlomis fruticosa* κατά την καλοκαιρινή περίοδο, παράλληλα με τη μείωση της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών, παρουσιάζει αύξηση της τιμής του LMA.



Σχήμα 11. Εποχιακή διακύμανση του δυναμικού του νερού για τα τρία μελετούμενα είδη.

Σε ό,τι αφορά το δυναμικό του νερού (Σχ. 11), του δείκτη που αποτυπώνει την υδατική κατάσταση των φυτών, παρατηρούμε ότι τις εντονότερες διακυμάνσεις από όλα τα είδη τις παρουσιάζει το είδος *Phlomis fruticosa*. Οι διακυμάνσεις αυτές εστιάζονται κυρίως στην έντονη μείωσή του κατά την καλοκαιρινή περίοδο, ειδικά στην περιοχή του Λούρου, η οποία ακολουθείται από επαναφορά κατά το φθινόπωρο. Για την περιοχή των Ιωαννίνων παρατηρήθηκε και μια χαμηλή τιμή δυναμικού τον Ιανουάριο του 2008, η οποία αποδίδεται προφανώς σε φυσιολογική ξηρασία λόγω χαμηλών θερμοκρασιών. Παρόμοια, αλλά όχι τόσο έντονη εικόνα, παρουσιάζει το είδος *Quercus frainetto*, το οποίο εμφανίζει σταδιακή μείωση του Ψ από τα μέσα μέχρι τα τέλη της καλοκαιρινής περιόδου και ανάκαμψη κατά τη φθινοπωρινή, οπότε παρουσιάζονται και οι πρώτες βροχοπτώσεις. Το είδος *Arbutus unedo* δεν παρουσιάζει μεγάλες διαφοροποιήσεις στην τιμή του δυναμικού

κατά τη διάρκεια του έτους, με εξαίρεση μια πολύ χαμηλή τιμή τον Ιανουάριο του 2008, το οποίο είναι ένδειξη φυσιολογικής ξηρασίας λόγω χαμηλών θερμοκρασιών.



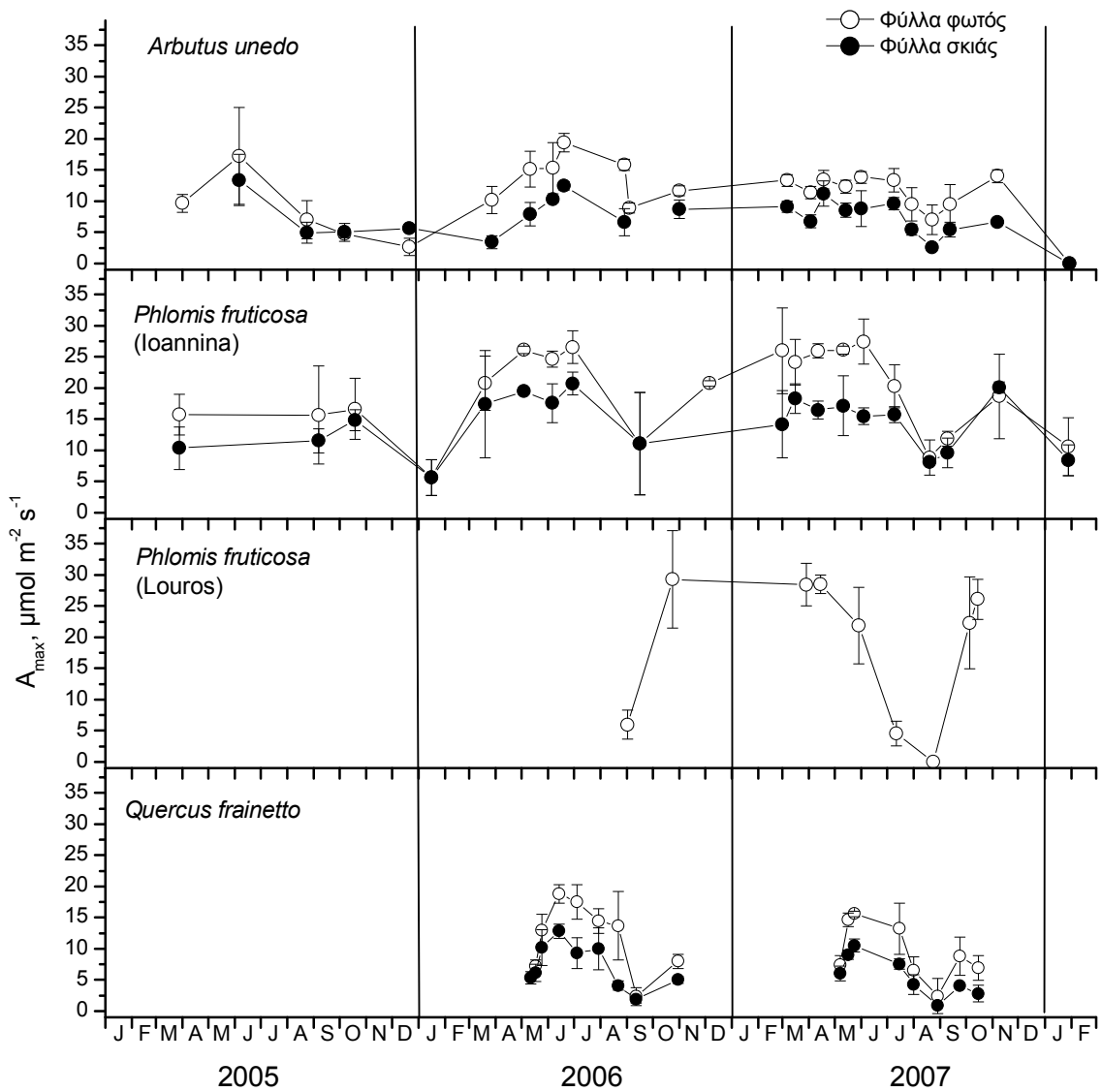
Σχήμα 12. Εποχιακή διακύμανση του δείκτη LAI για τα τρία μελετούμενα είδη.

Το εποχιακό πρότυπο των ειδών ανάλογα με τη λειτουργική τους ομάδα αποτυπώνεται και τον δείκτη LAI (Σχ. 12). Παρατηρούμε ότι το είδος *Arbutus unedo* ως σκληρόφυλλο διατηρεί περίπου σταθερή την τιμή του δείκτη καθ' όλη την αναπτυξιακή περίοδο. Το είδος *Phlomis fruticosa* παρουσιάζει μικρή αύξηση του δείκτη κατά την εαρινή περίοδο και πτώση κατά την θερινή. Τέλος, για το είδος *Quercus frainetto* αποτυπώνεται χαρακτηριστικά το πρότυπο του φυλλοβόλου: έντονη αύξηση κατά τη διάρκεια της άνοιξης, όπου πραγματοποιείται η έκπτυξη των φύλλων, σταθεροποίηση κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού και πτώση κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου.

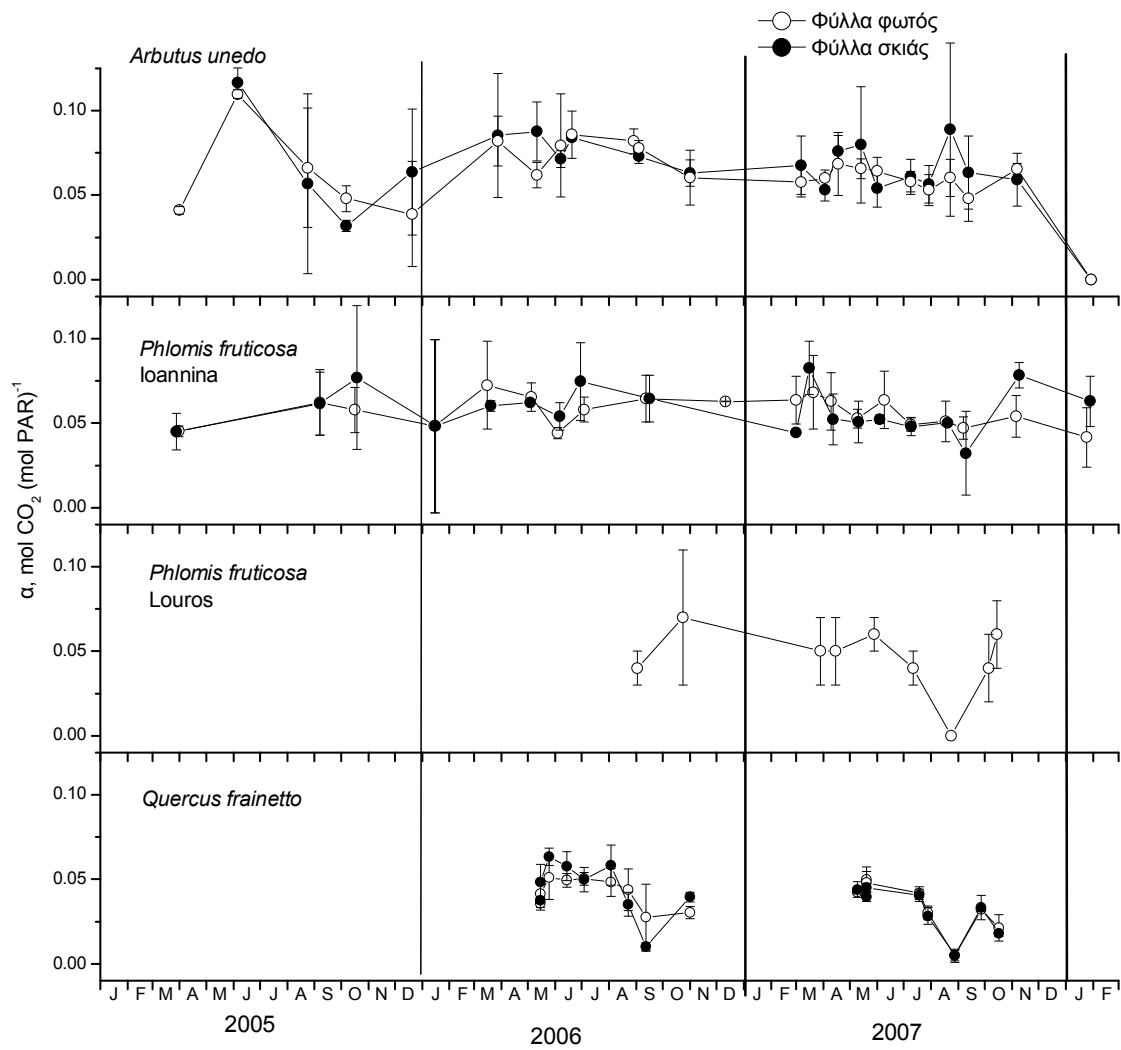
Διαμόρφωση υπομοντέλου φωτοσύνθεσης φύλλου

Εξάρτηση ρυθμού φωτοσύνθεσης από την PAR

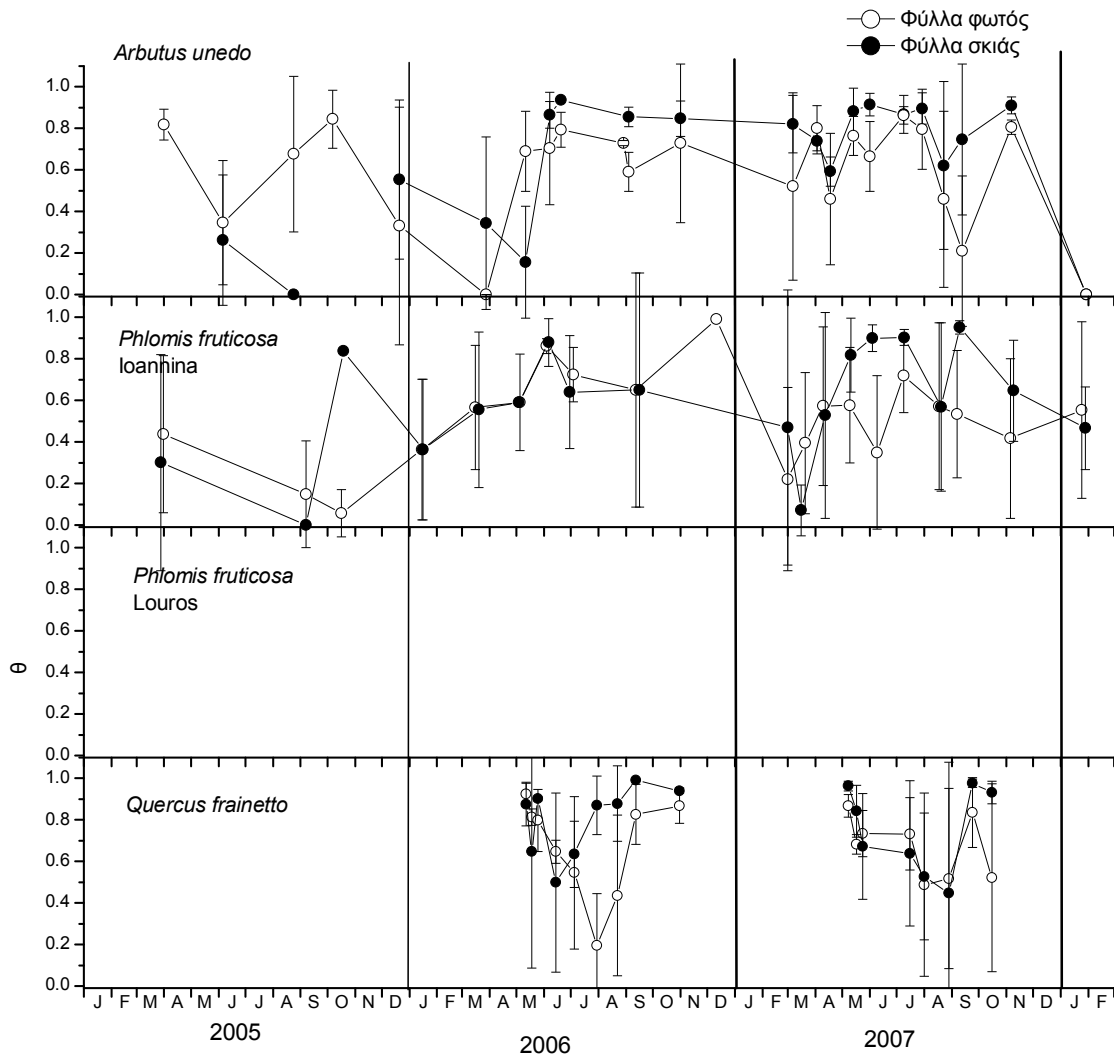
Εποχιακές μετρήσεις εξάρτησης φωτοσύνθεσης από την PAR πραγματοποιήθηκαν για όλα τα είδη και οι εποχιακές τιμές των παραμέτρων A_{max} , α και θ υπολογίστηκαν για όλα τα είδη με την τροποποιημένη non-rectangular hyperbola, όπως έχει περιγραφεί. Ισχυρές εποχιακές διακυμάνσεις του A_{max} παρατηρήθηκαν, με το είδος *Phlomis fruticosa* να παρουσιάζει την υψηλότερη τιμή A_{max} και όλα τα είδη να παρουσιάζουν μια ισχυρή μείωση κατά την καλοκαιρινή περίοδο (Σχ. 13). Επιπλέον, το εποχιακό φαινολογικό πρότυπο των μεταβολών του φυλλοβόλου *Quercus frainetto* αποτυπώνεται στο πρότυπο μεταβολών του A_{max} : απότομη μεταβολή κατά την περίοδο έκπτυξης των φύλλων την άνοιξη και μια βαθμιαία μείωση κατά την περίοδο πτώσης το φθινόπωρο. Η διαφοροποίηση μεταξύ των φύλλων φωτός και σκιάς είναι εμφανής σε όλα τα είδη, με τα φύλλα φωτός να παρουσιάζουν συστηματικά υψηλότερες τιμές A_{max} από τα φύλλα σκιάς. Παρόμοιες, αλλά όχι τόσο ισχυρές, εποχιακές διακυμάνσεις παρουσιάζονται για την παράμετρο α (Σχ. 14), που γενικά ακολουθούν τη διακύμανση του A_{max} . Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι, ενώ για την παράμετρο A_{max} παρουσιάζονται μεγάλες διαφορές μεταξύ φύλλων φωτός και σκιάς, για την παράμετρο α δεν ισχύει κάτι τέτοιο, παρόλο που θα αναμενόταν για τα φύλλα σκιάς να έχουν υψηλότερες τιμές από τα φύλλα φωτός, ως καλύτερα προσαρμοσμένα σε περιβάλλον χαμηλού φωτισμού. Η μη αποτύπωση των διαφοροποιήσεων αυτών θα μπορούσε να αποδοθεί στην αναλυτική ικανότητα του οργάνου μέτρησης που χρησιμοποιήθηκε (1 ppm CO₂). Με μια άλλη ανάγνωση των δεδομένων βέβαια, θα μπορούσε να παρατηρηθεί ότι τα φύλλα σκιάς όντως παρουσιάζουν έντονες διαφοροποιήσεις από τα φύλλα φωτός στις χαμηλές εντάσεις PAR, ωστόσο αυτή η διαφοροποίηση εστιάζεται κυρίως στο ρυθμό της σκοτεινής αναπνοής και στο σημείο αντιστάθμισης. Μια τυπική συμπεριφορά φύλλων φωτός και σκιάς παρουσιάζεται στο Σχ. 16. Παρατηρούμε ότι τα φύλλα σκιάς παρουσιάζουν υψηλότερες τιμές καθαρής φωτοσύνθεσης από τα φύλλα φωτός για χαμηλές εντάσεις PAR και πιάνουν σχετικά γρήγορα ένα πλατό, ενώ σε υψηλές εντάσεις PAR τα φύλλα φωτός έχουν πολύ υψηλότερες τιμές φωτοσύνθεσης. Εστιάζοντας παρόλα αυτά στις χαμηλές εντάσεις φωτός στο διάγραμμα (0-92 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) παρατηρούμε ότι αυτή η διαφοροποίηση είναι προϊόν της εντονότερης σκοτεινής αναπνοής για τα φύλλα φωτός, ενώ οι κλίσεις και των δύο καμπυλών παραμένουν ίδιες (ένθετο σχήμα).



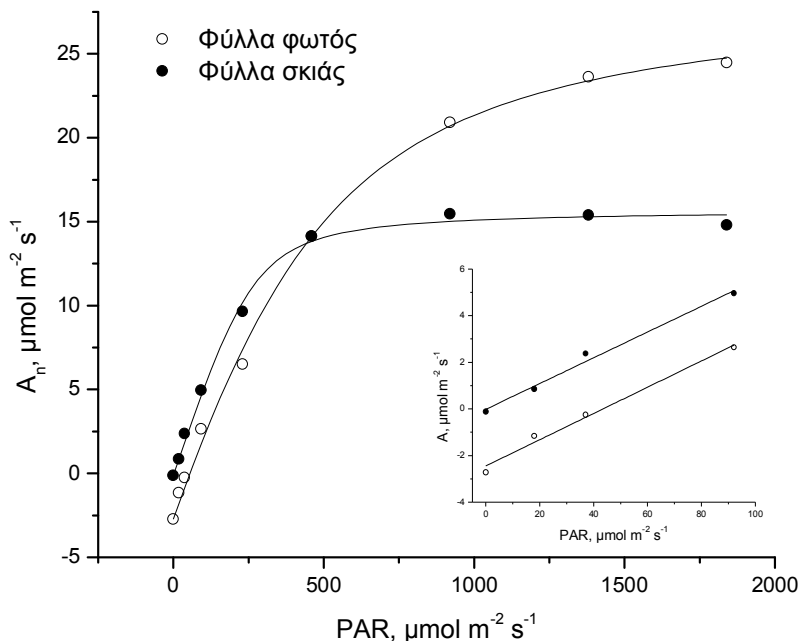
Σχήμα 13. Εποχιακή διακύμανση του A_{max} για τα τρία μελετούμενα είδη.



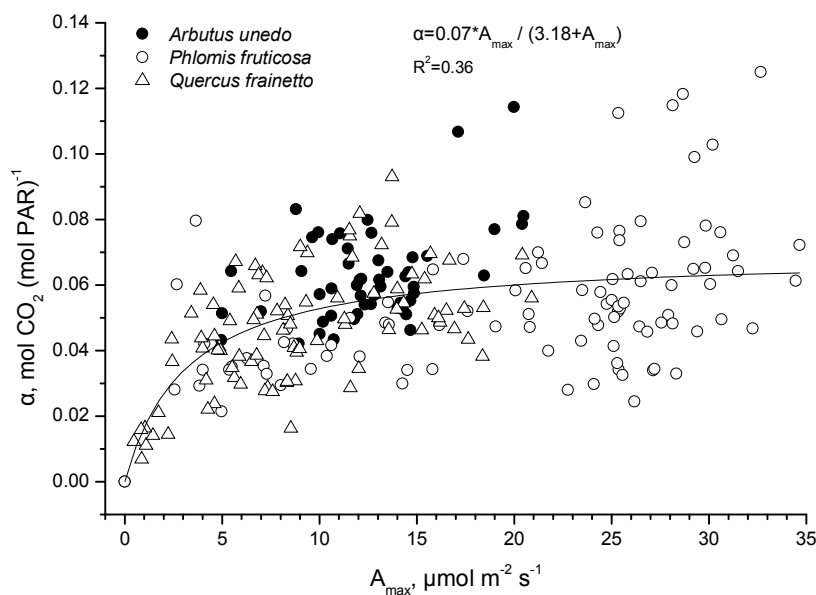
Σχήμα 14. Εποχιακή διακύμανση του α για τα τρία μελετούμενα είδη.



Σχήμα 15. Εποχιακή διακύμανση της παραμέτρου θ για τα τρία μελετούμενα είδη. Για την περιοχή του Λούρου δεν υπάρχουν μετρήσεις για το θ .



Σχήμα 16. Τυπικό παράδειγμα συμπεριφοράς φύλλων φωτός και σιάς σε ό,τι αφορά το ρυθμό φωτοσύνθεσης για το είδος *Phlomis fruticosa*. Παρατηρούμε ότι σε χαμηλές εντάσεις φωτός τα φύλλα σιάς παρουσιάζουν υψηλότερο ρυθμό καθαρής φωτοσύνθεσης από τα φύλλα φωτός λόγω χαμηλότερου ρυθμού σκοτεινής αναπνοής, χωρίς να παρουσιάζουν υψηλότερη τιμή quantum yield (ένθετο σχήμα).



Σχήμα 17. Σχέση μεταξύ A_{max} και α για τα φύλλα φωτός των τριών μελετούμενων ειδών.

Η σχέση μεταξύ των παραμέτρων A_{\max} και α για τα φύλλα φωτός όλων των ειδών παρουσιάζεται στο Σχ. 17 και περιγράφεται από την Εξ. 104

$$\alpha = \frac{0.07 \cdot A_{\max}}{3.18 + A_{\max}} \quad \text{Εξίσωση 104}$$

Για την παράμετρο θ δεν παρουσιάστηκε κάποιο εποχιακό πρότυπο, ούτε κάποια συστηματική διαφοροποίηση μεταξύ φύλλων φωτός και σκιάς και οι διακυμάνσεις της μάλλον παρουσιάζουν τυχαία μεταβολή (Σχ. 15). Σαν δεδομένο εισόδου στο μοντέλο για κάθε είδος χρησιμοποιούνται οι μέσες τιμές της παραμέτρου θ , όπως παρουσιάζονται στον Πίνακα 5.

Ενσωμάτωση των φυσιολογικών παραμέτρων

Από τις τρεις παραμέτρους της non-rectangular hyperbola (A_{\max} , α , θ), την εντονότερη διακύμανση σε σχέση με φυσιολογικές και περιβαλλοντικές παραμέτρους παρουσιάζει το A_{\max} . Συνεπώς, το A_{\max} συσχετίστηκε στατιστικά με τη συγκέντρωση των χλωροφυλλών (Chl), το LMA και τη βροχόπτωση των προηγούμενων ημερών (RAIN). Επιπλέον, λόγω του ότι τα μελετούμενα είδη ανήκουν σε διαφορετικές λειτουργικές ομάδες και συνεπώς αναμένονται ειδοεξαρτώμενες διαφορές, ενσωματώθηκε στην ανάλυση και ποιοτικός διαχωρισμός εισάγοντας δύο παραμέτρους ποιοτικού διαχωρισμού (SP1 και SP2, *Phlomis fruticosa* SP1=0, SP2=0, *Arbutus unedo* SP1=0, SP2=1, *Quercus frainetto* SP1=1, SP2=0). Σε προκαταρκτικές δοκιμές η επίδραση της βροχόπτωσης στο A_{\max} εξετάστηκε για διάφορα χρονικά διαστήματα πριν τη μέτρηση (1 ως 140 μέρες) και βρέθηκε ότι η ισχυρότερη επίδραση αφορά τη συνολική βροχόπτωση των προηγούμενων 85 ημερών πριν τη μέτρηση. Η ανάλυση πολλαπλής παλινδρόμησης μεταξύ A_{\max} και Chl, LMA και RAIN (ως βροχόπτωση των προηγούμενων 85 ημερών) δίνει συντελεστή $R^2=0.66$ (Πίνακας 4) και περιγράφεται από την εξίσωση:

$$A_{\max} = 17.26 - 7.57 \cdot \text{LMA} + 0.28 \cdot \text{Chl} + 0.01 \cdot \text{RAIN} - 12.61 \cdot \text{SP1} - 4.83 \cdot \text{SP2} \quad \text{Εξίσωση 105}$$

Όπου

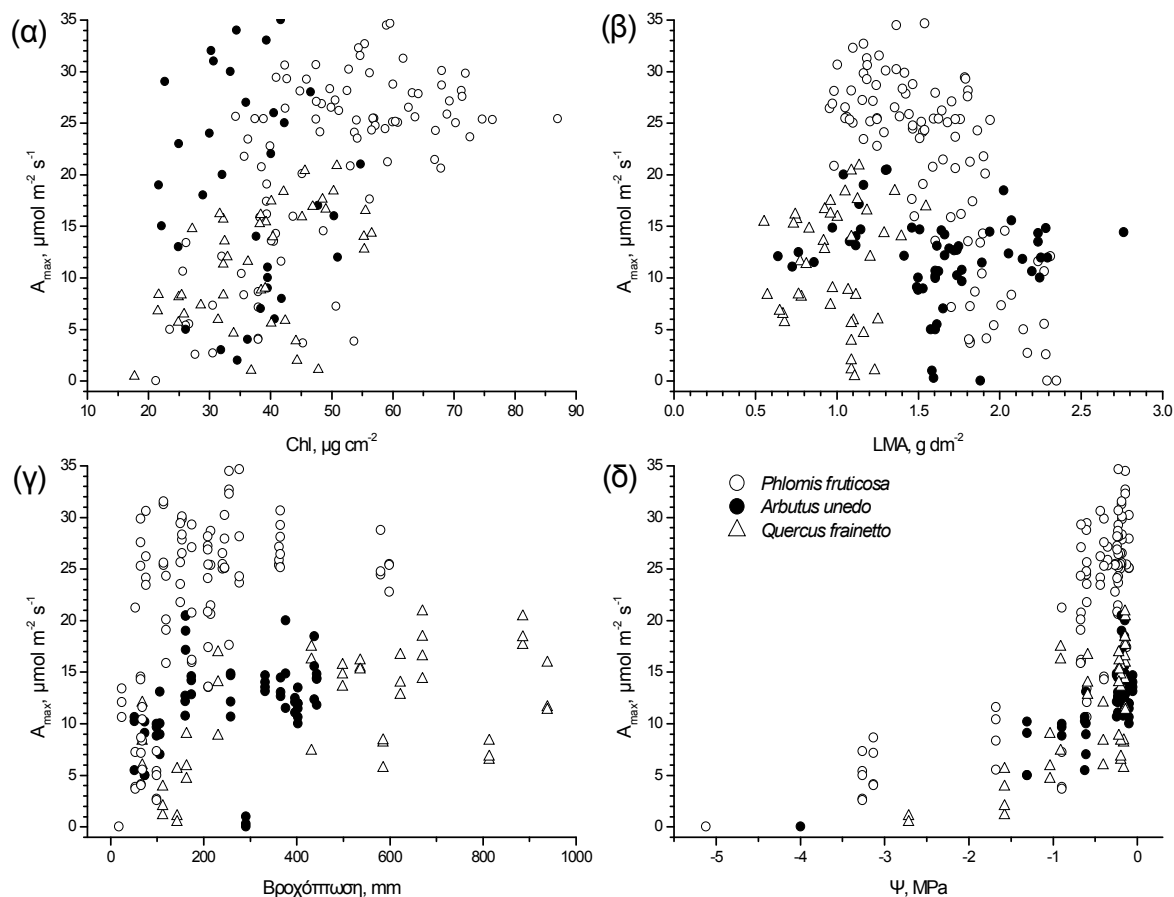
LMA, Leaf Mass per Area, g dm^{-2}

Chl, συγκέντρωση χλωροφυλλών $\alpha+\beta$, $\mu\text{g cm}^{-2}$

RAIN, η συνολική βροχόπτωση των 85 ημερών πριν τη μέτρηση, mm

Παρόλο που η συνολική βροχόπτωση θα ήταν η πιο βολική παράμετρος συσχέτισης με την

υδατική κατάσταση του φυτού για τη χρήση σε ένα μοντέλο φωτοσύνθεσης, φαίνεται ότι παράγει μικρή προγνωστική ακρίβεια (Σχ. 39α). Συνεπώς, σε μια προσπάθεια να αυξήσουμε την ακρίβεια του μοντέλου χρησιμοποιήσαμε το πρωινό δυναμικό του νερού (Ψ) αντί της βροχόπτωσης, σαν παράμετρο περιγραφής της υδατικής κατάστασης του φυτού (Rambal *et al.* 2003).



Σχήμα 18. Εξάρτηση του A_{max} από τη συγκέντρωση χλωροφυλλών (α), LMA (β), βροχόπτωση (γ) και Ψ (δ). Η βροχόπτωση αφορά τη συνολική για τις 85 ημέρες πριν τη μέτρηση. Τα δεδομένα αφορούν όλες τις εποχιακές μετρήσεις για όλα τα είδη.

Όπως φαίνεται στο Σχ. 18δ, η σχέση μεταξύ του A_{max} και του Ψ είναι εμφανώς μη γραμμική. Προκειμένου να εφαρμοστεί η ανάλυση πολλαπλής παλινδρόμησης το Ψ υποβλήθηκε σε λογαριθμικό μετασχηματισμό, οδηγώντας σε ένα σχετικά καλό μοντέλο ($R^2=0.78$, Πίνακας 4β). Ωστόσο, αυτή η προσέγγιση δεν παράγει καλές εκτιμήσεις για χαμηλές τιμές δυναμικού του νερού και επιπλέον πάσχει από συγγραμικότητα μεταξύ των

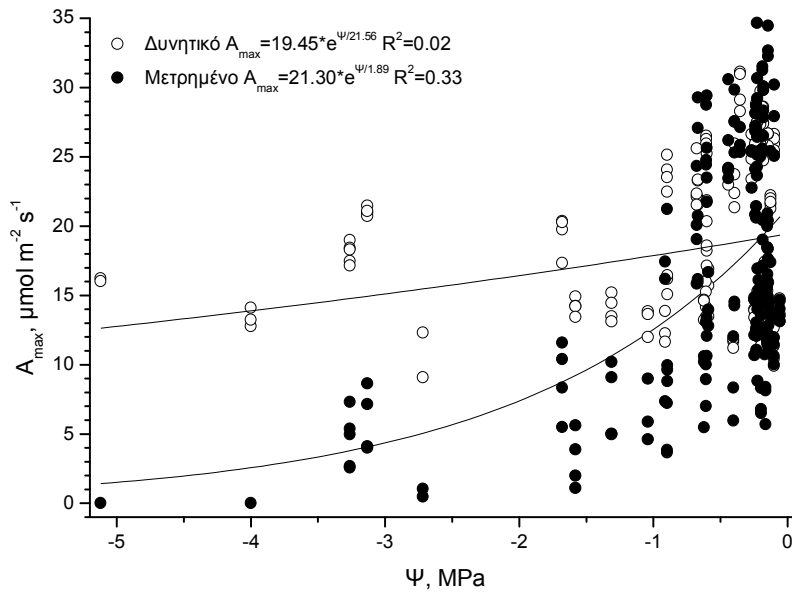
ανεξάρτητων μεταβλητών, ειδικά της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών και του δυναμικού του νερού. Προκειμένου να ξεπεραστεί αυτό το πρόβλημα, υιοθετήθηκε η ακόλουθη προσέγγιση.

Όπως φαίνεται στο Σχ. 18δ, όταν υπάρχει αφθονία νερού, δηλαδή σε υψηλές τιμές Ψ , παρουσιάζεται μεγάλη μεταβλητότητα στο A_{\max} , λόγω της μεταβολής των άλλων δύο παραμέτρων (Chl και LMA). Συνεπώς, το σετ δεδομένων μπορεί να χωριστεί σε δύο τμήματα, ένα που αφορά τις τιμές που αντιστοιχούν σε υψηλά δυναμικά νερού ($\Psi > -0.3$) και ένα που αφορά περιοριστικές συνθήκες νερού ($\Psi < -0.3$). Η τιμή -0.3 MPa επιλέχθηκε ως όριο μεταξύ υψηλής και περιοριστικής διαθεσιμότητας νερού ύστερα από πολλές δοκιμές πολλαπλών συσχετίσεων, που έδειξαν ότι για τιμές $\Psi > -0.3$ δεν υπάρχει επίδραση του Ψ στο A_{\max} (Πίνακας 4δ). Συνεπώς, το πρώτο σετ δεδομένων μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη μοντελοποίηση του A_{\max} σε σχέση με τις παραμέτρους Chl και LMA κάτω από μη περιοριστικές συνθήκες νερού, μέσω εφαρμογής πολλαπλής παλινδρόμησης για δεδομένα που αντιστοιχούν σε τιμές $\Psi > -0.3$ χωρίς να λάβουμε το Ψ υπόψη (Πίνακας 4δ). Χρησιμοποιώντας αυτά τα δεδομένα, παράγεται μια ισχυρή συσχέτιση μεταξύ του A_{\max} και της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών, του LMA και της ποιοτικής διαφοροποίησης μεταξύ των ειδών με $R^2=0.75$ και $P<0.001$:

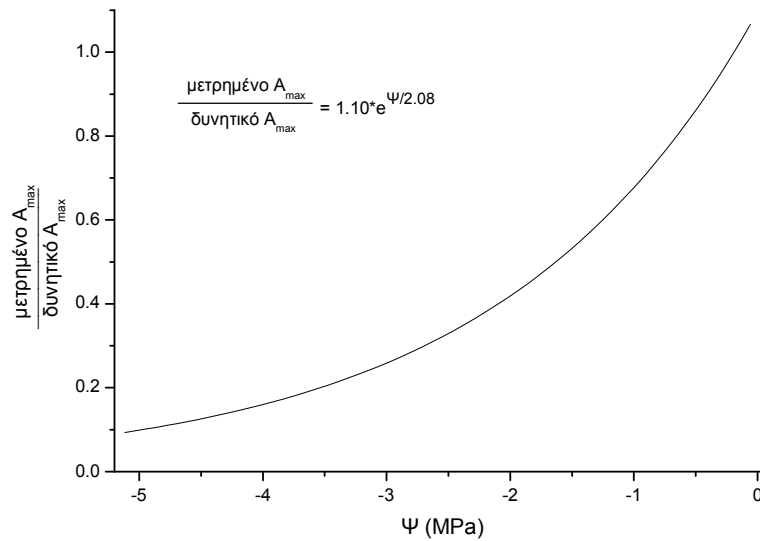
$$A_{\max} = 20.01 - 3.43 \cdot \text{LMA} + 0.19 \cdot \text{Chl} - 10.54 \cdot \text{SP1} - 7.41 \cdot \text{SP2} \quad \text{Εξίσωση 106}$$

Στο επόμενο βήμα, η εξίσωση 106 εφαρμόστηκε σε όλο το σετ δεδομένων, συμπεριλαμβανομένων των δεδομένων που αντιστοιχούν σε τιμές Ψ μικρότερων του -0.3 MPa. Οι εξαγόμενες τιμές A_{\max} αντιπροσωπεύουν τις δυνητικές τιμές A_{\max} για μη περιοριστικές υδατικές συνθήκες (Σχ. 19). Συνεπώς, χρησιμοποιώντας τις καμπύλες προσομοίωσης του Σχ. 19, υπολογίστηκε το κλάσμα των μετρημένων προς τις δυνητικές τιμές A_{\max} (Σχ. 20) και η επίδραση του Ψ στη μείωση του A_{\max} λόγω έλλειψης νερού μπορεί να αποδοθεί με την εξίσωση

$$\text{μετρημένο } A_{\max} = \text{δυναμικό } A_{\max} \cdot 1.10 \cdot e^{\frac{\Psi}{2.08}} \quad \text{Εξίσωση 107}$$



Σχήμα 19. Μετρημένες και δυναμτικές (μοντελοποιημένες με την Εξ. 106) τιμές A_{max} σε σχέση με το πρωινό δυναμικό του νερού (Ψ) για όλα τα είδη. Τα δεδομένα προσομοιώθηκαν με τις εκθετικές εξισώσεις που παρουσιάζονται στο διάγραμμα.



Σχήμα 20. Η επίδραση της έλλειψης νερού στο A_{max} , εκφρασμένη ως ο λόγος των μετρημένων προς τις δυναμτικές τιμές A_{max} (που υπολογίζεται από τα δεδομένα του Σχ. 19). Τα δεδομένα προσομοιώθηκαν με την εκθετική εξίσωση που παρουσιάζεται στο διάγραμμα.

Πίνακας 4. Παράμετροι των αναλύσεων πολλαπλής παλινδρόμησης μεταξύ του A_{max} (εξαρτημένη μεταβλητή) και διαφόρων συνδυασμών ανεξάρτητων μεταβλητών για όλα τα δεδομένα (α , β) και για τα δεδομένα που αντιστοιχούν σε τιμές $\Psi > -0.3$ MPa (γ , δ)

	Ανεξάρτητη μεταβλητή	B	Beta	Significance
(α)	Intercept	17.26 ± 2.37		<0.001
	RAIN	0.01 ± 0.00	0.22	<0.001
	LMA	-7.57 ± 1.00	-0.39	<0.001
	Chl	0.28 ± 0.03	0.43	<0.001
	SP1	-12.64 ± 1.21	-0.62	<0.001
	SP2	-4.83 ± 0.94	-0.26	<0.001
	Adjusted $R^2 = 0.66$, $P < 0.0001$			
(β)	Intercept	15.78 ± 1.99		<0.001
	$\ln(-\Psi)$	-3.64 ± 0.34	-0.43	<0.001
	LMA	-5.24 ± 0.88	-0.27	<0.001
	Chl	0.21 ± 0.03	0.32	<0.001
	SP1	-11.07 ± 0.97	-0.53	<0.001
	SP2	-7.83 ± 0.83	-0.41	<0.001
	Adjusted $R^2 = 0.78$, $P < 0.0001$			
(γ)	Intercept	21.17 ± 2.56		<0.001
	Ψ	5.91 ± 7.48	0.04	0.43
	LMA	-3.67 ± 1.08	-0.23	<0.001
	Chl	0.20 ± 0.04	0.37	<0.001
	SP1	-10.63 ± 1.12	-0.61	<0.001
	SP2	-7.44 ± 1.26	-0.49	<0.001
	Adjusted $R^2 = 0.75$, $P < 0.0001$			
(δ)	Intercept	20.01 ± 2.09		<0.001
	LMA	-3.43 ± 1.04	-0.22	<0.001
	Chl	0.19 ± 0.04	0.36	<0.001
	SP1	-10.54 ± 1.11	-0.61	<0.001
	SP2	-7.41 ± 1.26	-0.49	<0.001
	Adjusted $R^2 = 0.75$, $P < 0.0001$			

Τελικά, συνδυάζοντας τις εξισώσεις 106 και 107, το A_{\max} μπορεί να υπολογιστεί με την ακόλουθη εξίσωση

$$A_{\max} = (20.01 - 3.43 \cdot \text{LMA} + 0.19 \cdot \text{Chl} - 10.54 \cdot \text{SP1} - 7.41 \cdot \text{SP2}) \cdot 1.10 \cdot e^{\frac{\Psi}{2.08}} \quad \text{Εξίσωση 108}$$

Εξάρτηση φωτοσύνθεσης από θερμοκρασία

Δύο ειδών εξαρτήσεις του A_{\max} από τη θερμοκρασία μπορούν να διακριθούν: α) μια στιγμιαία εξάρτηση από την ημερήσια διακύμανση της θερμοκρασίας και β) μια μακροπρόθεσμη απόκριση (εγκλιματισμός) σε περιόδους ημερών ή εβδομάδων (Cannell and Thornley 1998).

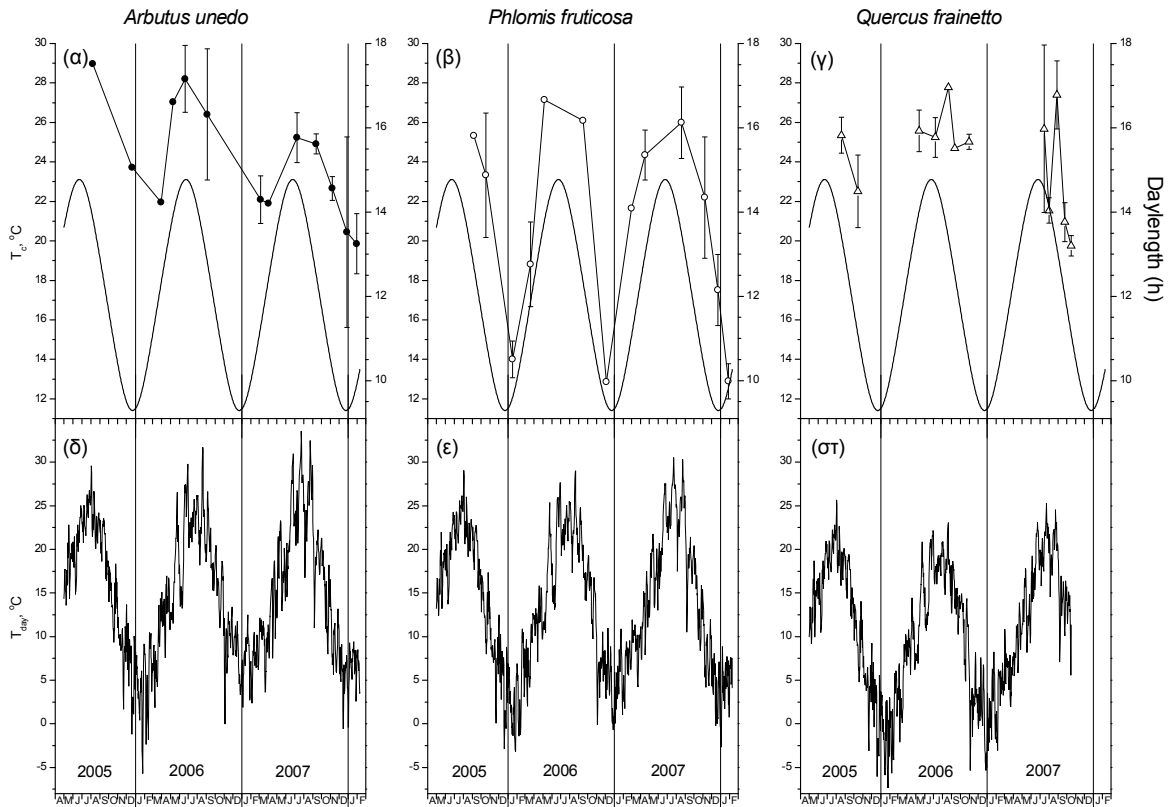
Εποχιακές μετρήσεις της εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία πραγματοποιήθηκαν για τα τρία μελετούμενα είδη και η εποχική διακύμανση παρουσιάζεται στο Σχ. 21. Ένα εποχιακό πρότυπο για το T_c είναι εμφανές για τα δύο αείφυλλα είδη (*Phlomis fruticosa*, *Arbutus unedo*). Και για τα δύο είδη, το T_c φαίνεται να ακολουθεί τις διακυμάνσεις της ατμοσφαιρικής θερμοκρασίας και της διάρκειας της ημέρας, παρουσιάζοντας χαμηλές τιμές το χειμώνα και υψηλές τιμές το καλοκαίρι. Η δυνατότητα ρύθμισης του είδους *Phlomis fruticosa* είναι υψηλότερη συγκριτικά με το *Arbutus unedo*, κρίνοντας από τα εύρη του T_c (14.2 °C για το είδος *Phlomis fruticosa* και 9.1 °C για το είδος *Arbutus unedo*).

Σε μια προσπάθεια να καταδειχτεί το συγκεκριμένο περιβαλλοντικό σήμα που είναι υπεύθυνο για τη διακύμανση του T_c , δεδομένα από όλα τα είδη εξετάστηκαν σε σχέση με τη μέση θερμοκρασία διαφόρων διαστημάτων πριν τη μέτρηση (Σχ. 22α), όπως επίσης και για τη διάρκεια της ημέρας για διάφορες μέρες πριν τη μέτρηση (Σχ. 22β). Και τα δύο περιβαλλοντικά σήματα έχουν μια ειδοεξαρτώμενη επίδραση στο T_c , με τα είδη *Phlomis fruticosa* και *Arbutus unedo* να παρουσιάζουν ισχυρές συσχετίσεις και το είδος *Quercus frainetto* να μην παρουσιάζει καμία συσχέτιση. Παρόλο που οι ειδοεξαρτώμενες αποκρίσεις μπορούν να ενσωματωθούν στο μοντέλο, ένα κοινό πρότυπο για όλα θα αύξανε την απλότητα. Συνεπώς, αν εξετάσουμε τα δεδομένα από όλα τα είδη, η θερμοκρασία παρουσιάζει ισχυρότερη επίδραση ($R^2=0.65$ για τις 33 ημέρες) συγκριτικά με τη διάρκεια της ημέρας ($R^2=0.62$ στις 22 ημέρες). Επιπλέον, η θερμοκρασία μπορεί να παράγει πιο δυναμικές αποκρίσεις του φυτού, αφού μπορεί να παρουσιάσει σημαντικές διαφοροποιήσεις την ίδια περίοδο από έτος σε έτος, σε αντίθεση με τη διάρκεια της

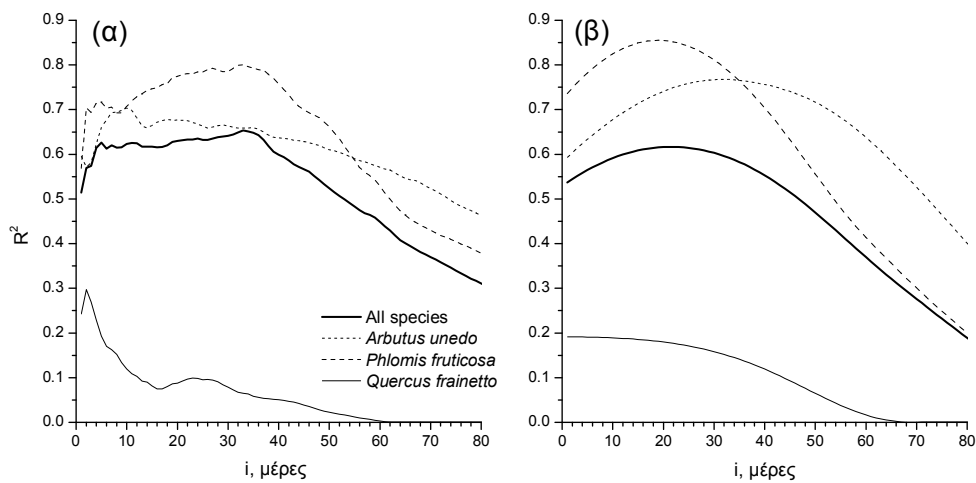
ημέρας, που έχει την ίδια τιμή για την ίδια μέρα όλα τα χρόνια. Συνεπώς μια εκθετική συσχέτιση μεταξύ της μέσης θερμοκρασίας των προηγούμενων 33 ημερών (T_{33}) και του T_c για όλα τα είδη επιλέχθηκε να χρησιμοποιηθεί στο μοντέλο (Σχ. 23):

$$T_c = 25.73 - 25.44 \cdot e^{-\frac{T_{33}}{4.40}}$$

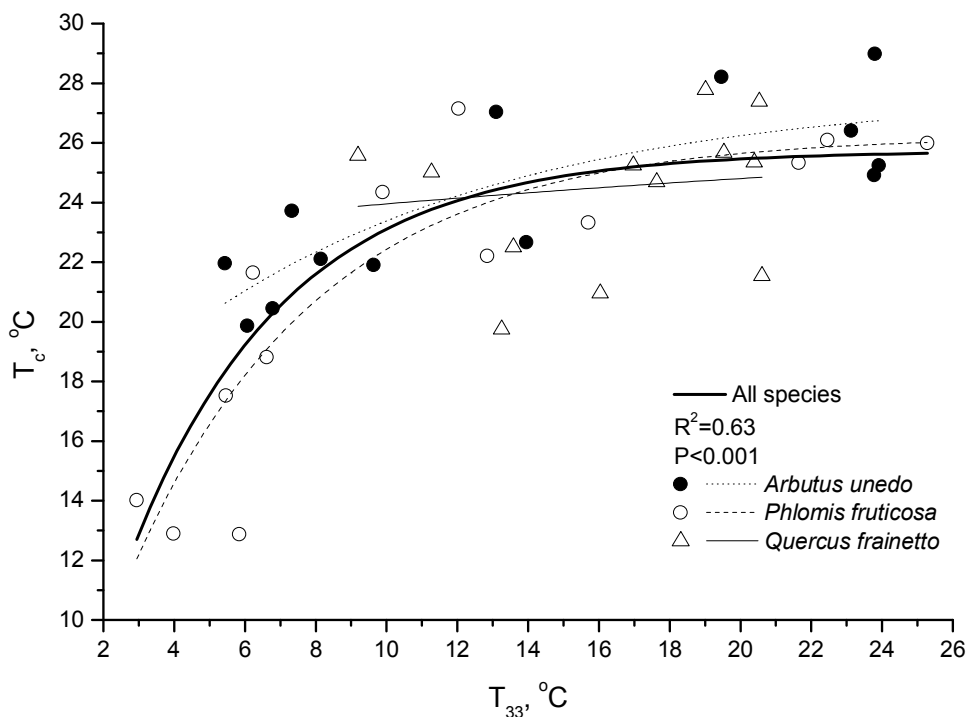
Εξίσωση 109



Σχήμα 21. Εποχιακή διακύμανση της βέλτιστης θερμοκρασίας για τη φωτοσύνθεση (T_c) για τα τρία είδη (αριστεροί άξονες α, β και γ), διάρκεια ημέρας (δεξιοί άξονες α, β και γ) και η μέση ημερήσια θερμοκρασία για τις αντίστοιχες περιοχές μελέτης (δ, ε, στ). Τα δεδομένα για το είδος *Phlomis fruticosa* αφορούν την περιοχή των Ιωαννίνων.



Σχήμα 22. Τιμές R^2 για τις συχτίσεις μεταξύ (α) της βέλτιστης θερμοκρασίας για τη φωτοσύνθεση (T_c) και της μέσης θερμοκρασίας για i μέρες πριν τη μέτρηση (T_i) και (β) T_c και της διάρκειας της ημέρας για την i μέρα πριν τη μέτρηση. Οι συχτίσεις έγιναν χρησιμοποιώντας δεδομένα από το Σχ. 21.



Σχήμα 23: Η σχέση μεταξύ της βέλτιστης θερμοκρασίας (T_c) και της μέσης θερμοκρασίας των προηγούμενων 33 ημερών (T_{33}).

Όσον αφορά την εποχιακή διακύμανση του W , δεν παρουσιάστηκε καμία συχτίση με τη

θερμοκρασία ή τη διάρκεια της ημέρας για τα κανένα από τα μελετούμενα είδη και συνεπώς οι μέσες τιμές όλων των μετρήσεων χρησιμοποιούνται ως δεδομένο εισόδου στο μοντέλο για κάθε είδος (Πιν. 5). Κατά την προσέγγιση της μοντελοποίησης που ακολουθήθηκε, η εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία εισάγεται σαν πολλαπλασιαστής 0-1 (scalar) του A_{max} , δηλαδή η παράμετρος A_{max} στην εξίσωση 31 υπολογίζεται από την εξίσωση 108. Συνεπώς, η τελική εκδοχή της εξίσωσης με την ενσωμάτωση της θερμοκρασίας είναι

$$A_{max} = (20.01 - 3.43 \cdot LMA + 0.19 \cdot Chl - 10.54 \cdot SP1 - 7.41 \cdot SP2) \cdot 1.10 \cdot e^{\frac{\Psi}{2.08} - \frac{(T-T_c)^2}{2 \cdot w^2}} \quad \text{Εξίσωση 110}$$

Η τιμή A_{max} που προκύπτει από την Εξ. 110 αφορά το A_{max} των εξωτερικών φύλλων του θόλου, συνεπώς ταυτίζεται με την τιμή A_{max}^0 που αναφέρεται στο υπομοντέλο φωτοσύνθεσης φύλλου (Υπ. 1).

Πίνακας 5. Ειδοεξαρτώμενες τιμές των παραμέτρων που χρησιμοποιούνται στο μοντέλο

	<i>Arbutus unedo</i>	<i>Phlomis fruticosa</i>	<i>Quercus frainetto</i>
θ	0.63 ± 0.31	0.48 ± 0.35	0.53 ± 0.38
W	15.76 ± 2.92	14.17 ± 4.23	10.72 ± 2.14
SP1	0	0	1
SP2	1	0	0

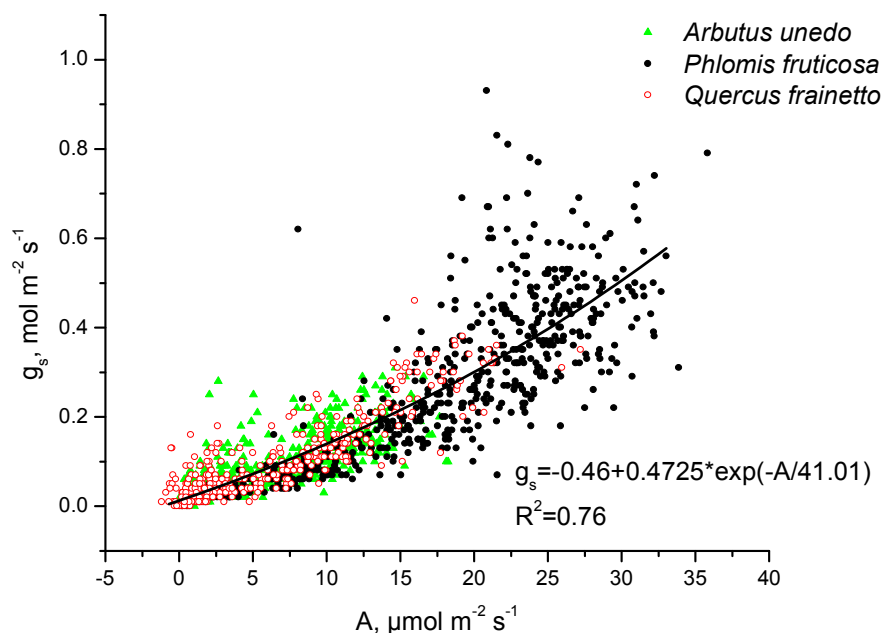
Αγωγιμότητα στομάτων

Η αγωγιμότητα των στομάτων, όπως έχει αναφερθεί στην ενότητα υλικά και μέθοδοι, είναι μια από τις σημαντικότερες παραμέτρους ελέγχου της θερμοκρασίας και της διαπνοής του φύλλου και του θόλου.

Από τις τυχαίες μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν για τα τρία είδη βρέθηκε μια ισχυρή συσχέτιση της αγωγιμότητας των στομάτων με το ρυθμό φωτοσύνθεσης (Σχ. 24). Η συσχέτιση αυτή περιγράφεται από την εξίσωση

$$g_s = -0.46 + 0.47 \cdot \exp\left(\frac{-A}{41.01}\right) \quad \text{Εξίσωση 111}$$

Όπου g_s η αγωγιμότητα των στομάτων και A ο ρυθμός φωτοσύνθεσης.



Σχήμα 24. Σχέση μεταξύ του ρυθμού φωτοσύνθεσης και της στοματικής αγωγιμότητας για τα τρία μελετούμενα είδη.

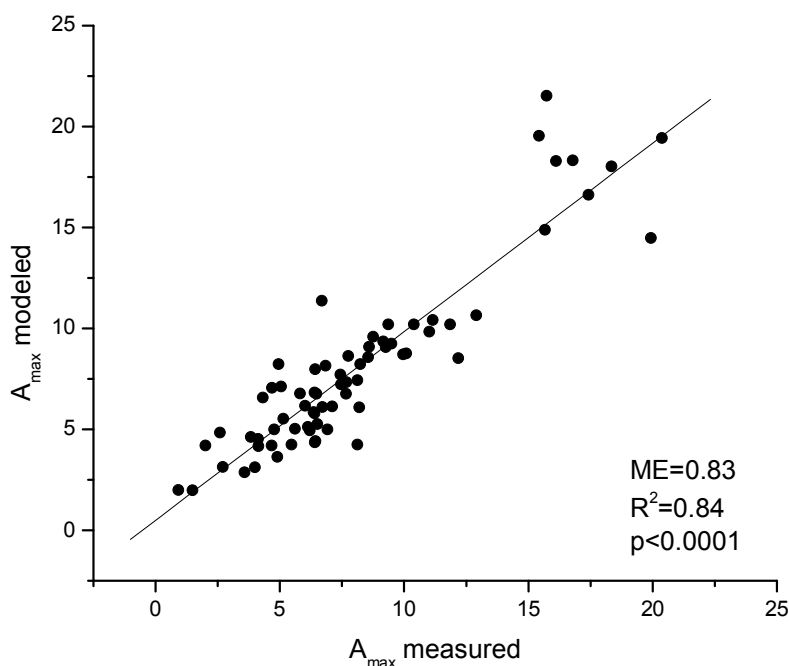
Η σχέση αυτή, αν και πλήρως εμπειρική, είναι πολύ χρήσιμη για τον υπολογισμό της αγωγιμότητας των στομάτων σε περιπτώσεις που δεν ακολουθείται διαδικασία ανεξάρτητης μοντελοποίησης. Ουσιαστικά η εμπειρική σχέση που εξάγεται είναι ανάλογη του μοντέλου του Leuning (1995), αφού εμπεριέχει σαν ανεξάρτητη μεταβλητή το ρυθμό φωτοσύνθεσης. Με μια δεύτερη ανάλυση, μπορεί να θεωρηθεί ανάλογη και του μοντέλου του Jarvis, αφού ο ρυθμός φωτοσύνθεσης που εισάγεται σαν ανεξάρτητη μεταβλητή εξαρτάται από την ακτινοβολία και τη θερμοκρασία. Αξίζει να σημειωθεί ότι ανάμεσα στα μελετούμενα είδη παρουσιάζονται μεγάλες διαφοροποιήσεις στο εύρος των τιμών αγωγιμότητας που παρατηρούνται, οι οποίες εστιάζονται κυρίως στις μέγιστες τιμές. Έτσι, το είδος *Phlomis fruticosa* παρουσιάζει το μεγαλύτερο εύρος τιμών, ακολουθεί το είδος *Quercus frainetto* και τελευταίο είναι το είδος *Arbutus unedo*. Παρά τις σημαντικές διαφορές που παρατηρούνται, η σχέση μεταξύ A και g_s φαίνεται να είναι κοινή για όλα τα είδη και να περιγράφεται από μια μοναδική εξίσωση.

Παρόμοιες σχέσεις φωτοσύνθεσης – αγωγιμότητας έχουν βρεθεί από τους Escalona *et al.* (1999), Flexas *et al.* (2002) και Yu *et al.* (2004).

Κατανομή φωτοσυνθετικών παραμέτρων στο θόλο

Όπως έχει αναφερθεί, η παράμετρος A_{\max} παρουσιάζει έντονη διακύμανση μέσα στο θόλο, η οποία είναι αποτέλεσμα του εγκλιματισμού της φωτοσυνθετικής συσκευής στα διαφορετικά φωτεινά περιβάλλοντα του θόλου. Η διακύμανση αυτή περιγράφεται από μια καμπύλη εκθετικής μείωσης (Εξ. 92), η οποία είναι ανάλογη της εξίσωσης μείωσης της ακτινοβολίας και μέσω της οποίας υπολογίζεται το A_{\max} για κάθε τμήμα του θόλου.

Από τις εποχιακές μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν σε όλα τα είδη και λύνοντας την εξίσωση 92 ως προς $K_{A_{\max}}$, βρέθηκε μεγάλο εύρος τιμών, οι οποίες όμως δεν συσχετίστηκαν επιτυχώς με καμία παράμετρο. Ωστόσο, μέσω δοκιμών, παρατηρήσαμε ότι χρησιμοποιώντας την τιμή 0.1 ως σταθερά για το $K_{A_{\max}}$ καλύπτουμε επιτυχώς μεγάλο ποσοστό της διακύμανσης για όλα τα είδη.



Σχήμα 25. Μετρημένες τιμές A_{\max} φύλλων σκιάς σε σχέση με τις μοντελοποιημένες με βάση την Εξ. 92.

Στο Σχ. 25 παρουσιάζονται οι μοντελοποιημένες τιμές A_{\max} για τα φύλλα σκιάς με βάση την Εξ. 92, χρησιμοποιώντας σαν τιμή A_{\max}^0 το A_{\max} των φύλλων φωτός και συντελεστή $K_{A_{\max}}$ το 0.1, σε σχέση με μετρημένες τιμές A_{\max} φύλλων σκιάς για όλα τα μελετούμενα είδη. Κάθε σημείο της καμπύλης αντιστοιχεί στο μέσο όρο των τιμών μιας εποχιακής μέτρησης. Παρατηρούμε ότι η προσέγγιση αυτή μας δίνει μια ικανοποιητική περιγραφή των τιμών

A_{max} για τα φύλλα σκιάς ($R^2=0.84$, $P<0.001$). Η προσέγγιση αυτή είναι σημαντική γιατί μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να υπολογίσει την κλιμάκωση του A_{max} για όλα τα στρώματα του θόλου.

Η κλιμάκωση του A_{max} μέσα στο θόλο είναι έντονη και σχετίζεται με την κλιμάκωση της συγκέντρωσης του αζώτου (Niinemets 2007). Αντίθετα, οι παράμετροι a και θ δεν παρουσιάζουν κάποια εξάρτηση από τη συγκέντρωση του αζώτου και γενικά θεωρείται ότι δεν μεταβάλλονται μέσα στο θόλο (Sands 1995). Από τις μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν δεν παρατηρήθηκε σημαντική διαφορά στις τιμές a και θ μεταξύ των φύλλων φωτός και σκιάς για τα μελετούμενα είδη (Σχ. 14 και 15), συνεπώς για την πραγματοποίηση των προσομοιώσεων οι παράμετροι a και θ θεωρούνται σταθερές για όλο το θόλο και ίσες με τις αντίστοιχες τιμές των φύλλων φωτός. Η παράμετρος a υπολογίζεται μέσω της εξίσωσης 104 και η θ από τον Πιν. 5.

Σύνοψη μοντέλου

Το μοντέλο που αναπτύχθηκε και ονομάστηκε MANTIS είναι ένα process-based, πολυστρωματικό μοντέλο για τον υπολογισμό της πρωτογενούς παραγωγικότητας και της διαπνοής, το οποίο αποτελείται από τα υπομοντέλα που έχουν προαναφερθεί και παρουσιάζονται συνοπτικά στον Πίνακα 6.

Το υπομοντέλο φωτοσύνθεσης φύλλου δέχεται ως δεδομένα εισόδου οικοφυσιολογικές παραμέτρους (Ψ , Chl , LMA , T_L , T_c , W και ειδοεξαρτώμενες σταθερές), που είναι απαραίτητες για τον υπολογισμό της παραμέτρου A_{max} (Εξ. 110). Από τις παραπάνω παραμέτρους, το Ψ , LMA , Chl και οι ειδοεξαρτώμενες παράμετροι είναι απευθείας δεδομένα εισόδου, η παράμετρος T_L υπολογίζεται από το υπομοντέλο θερμοκρασίας φύλλων, η παράμετρος T_c υπολογίζεται από το υπομοντέλο θερμοκρασίας, ενώ η παράμετρος W είναι ειδοεξαρτώμενη. Η παράμετρος A_{max} μπορεί εναλλακτικά να εισαχθεί απευθείας, μέσω μετρημένων εποχιακών τιμών.

Το υπομοντέλο θερμοκρασίας δέχεται ως δεδομένα εισόδου τη θερμοκρασία του αέρα σε χρονικά διαστήματα που ορίζονται από το χρήστη και υπολογίζει την παράμετρο T_{33} και στη συνέχεια μέσω της εξίσωσης 109 την παράμετρο T_c .

Το υπομοντέλο PAR δέχεται ως δεδομένα εισόδου τη συνολική PAR, όπως αυτή καταγράφεται από τους μετεωρολογικούς σταθμούς και πραγματοποιεί το διαχωρισμό της σε απευθείας και διάχυτη, μέσω των Εξ. 50, 51 ή 55, 56.

Το υπομοντέλο LAI δέχεται ως δεδομένα εισόδου το συνολικό LAI του θόλου, χωρίζει το θόλο σε 30 τμήματα και για κάθε τμήμα του υπολογίζει το ποσό της φυλλικής επιφάνειας που δέχεται απευθείας ακτινοβολία και το ποσό της φυλλικής επιφάνειας που σκιάζεται για κάθε στιγμή της ημέρας (Εξ. 59, 60).

Το υπομοντέλο PAR θόλου υπολογίζει την συνολική PAR που δέχονται τα φωτιζόμενα και σκιαζόμενα μέρη για καθένα από τα 30 τμήματα του θόλου (Εξ. 66-70).

Το υπομοντέλο συνολικής ακτινοβολίας υπολογίζει τη συνολική ακτινοβολία (PAR, NIR και LW) που απορροφούν τα φωτιζόμενα και σκιαζόμενα μέρη του θόλου (I_{sun} και I_{shade} αντίστοιχα) (Εξ. 82, 83).

Το υπομοντέλο αγωγιμότητας στομάτων δέχεται ως δεδομένα εισόδου την αγωγιμότητα των στομάτων σε επίπεδο φύλλου, όπως αυτή υπολογίζεται από την Εξ. 111, το ποσό της φωτιζόμενης και σκιαζόμενης φυλλικής επιφάνειας, όπως αυτή υπολογίζεται από το υπομοντέλο LAI και υπολογίζει τη συνολική αγωγιμότητα για τη μεταφορά νερού (G_w) (Εξ. 85) για τα φωτιζόμενα και σκιαζόμενα τμήματα του θόλου (L_{sun} και L_{shade} αντίστοιχα).

Το υπομοντέλο θερμοκρασίας φύλλων δέχεται ως δεδομένα εισόδου τη θερμοκρασία του αέρα, το VPD της ατμόσφαιρας, τις παραμέτρους G_w , I_{sun} και I_{shade} από τα αντίστοιχα υπομοντέλα και υπολογίζει τη θερμοκρασία των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων του θόλου (Εξ. 83).

Το υπομοντέλο κλιμάκωσης A_{max} στο θόλο δέχεται ως δεδομένο εισόδου την τιμή A_{max}^0 και υπολογίζει το A_{max} για καθένα από τα τριάντα τμήματα του θόλου, σύμφωνα με την Εξ. 92.

Το υπομοντέλο VPD δέχεται ως δεδομένα εισόδου τη θερμοκρασία του αέρα και τη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας και υπολογίζει το έλλειμα υδρατμών της ατμόσφαιρας (VPD_a) (Εξ. 95).

Το υπομοντέλο φωτοσύνθεσης θόλου δέχεται ως δεδομένα εισόδου το ποσό PAR που δέχονται τα αντίστοιχα φύλλα από το υπομοντέλο PAR θόλου, την παράμετρο $A_{\text{max}}(L)$ από το υπομοντέλο κλιμάκωσης A_{max} στο θόλο, τις παραμέτρους α , θ και W , τη θερμοκρασία φύλλων από το αντίστοιχο υπομοντέλο και τις εξισώσεις εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από PAR και T και υπολογίζει το συνολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων του θόλου (Εξ. 29).

Το υπομοντέλο διαπνοής θόλου δέχεται ως δεδομένα εισόδου τη θερμοκρασία των φύλλων, όπως υπολογίζεται από το αντίστοιχο υπομοντέλο, την παράμετρο VPD_a από το

υπομοντέλο VPD και την παράμετρο G_w από το υπομοντέλο αγωγιμότητας και υπολογίζει την διαπνοή των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων και κατ' επέκταση όλου του θόλου (Εξ. 99).

Το υπομοντέλο παραγωγικότητας δέχεται ως δεδομένα εισόδου την επιφάνεια των φύλλων που δέχονται απευθείας και διάχυτη ακτινοβολία από το υπομοντέλο LAI και τον ρυθμό φωτοσύνθεσης για τα αντίστοιχα τμήματα από το υπομοντέλο φωτοσύνθεσης θόλου και υπολογίζει τη συνολική παραγωγικότητα του θόλου (Εξ. 100).

Το μοντέλο μας υπολογίζει σε βήμα που του καθορίζουμε τις εξής παραμέτρους

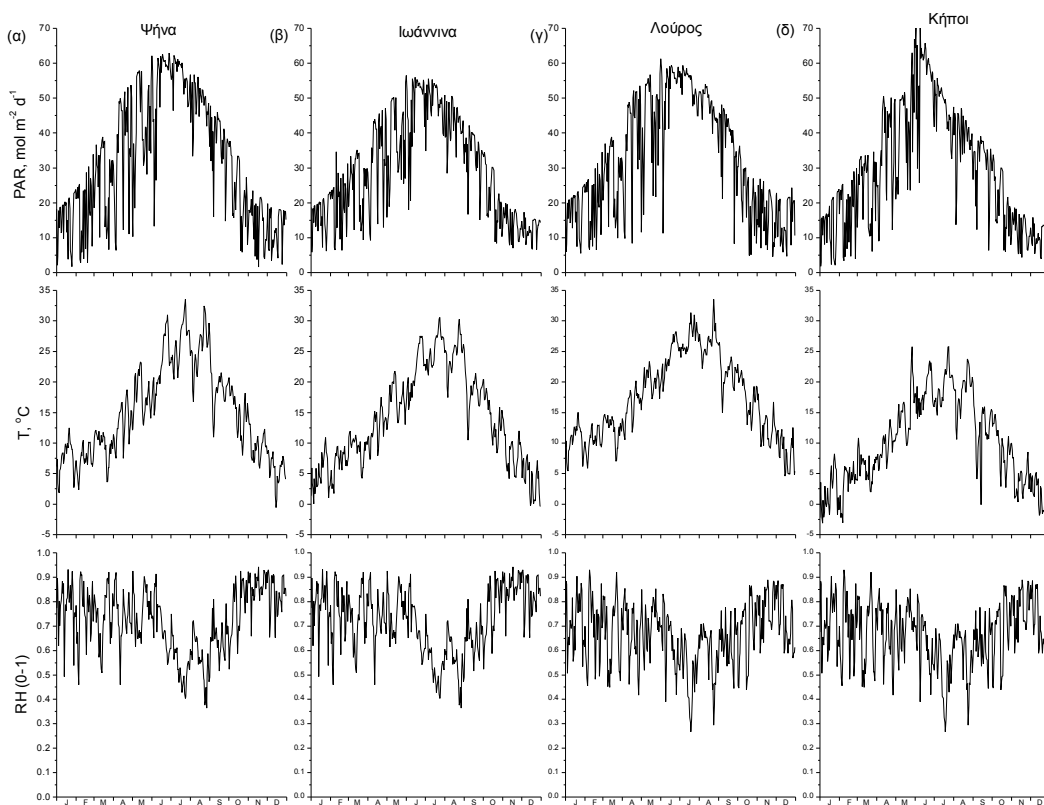
1. Πρωτογενή παραγωγικότητα θόλου (GPP)
2. Συνολική διαπνοή θόλου
3. Θερμοκρασία θόλου
4. Συνολική απορροφώμενη ακτινοβολία από το θόλο (APAR)
5. Light Use Efficiency του θόλου

Πίνακας 6. Συνοπτική παρουσίαση των υπομοντέλων και των βασικών εξισώσεων που χρησιμοποιούν.

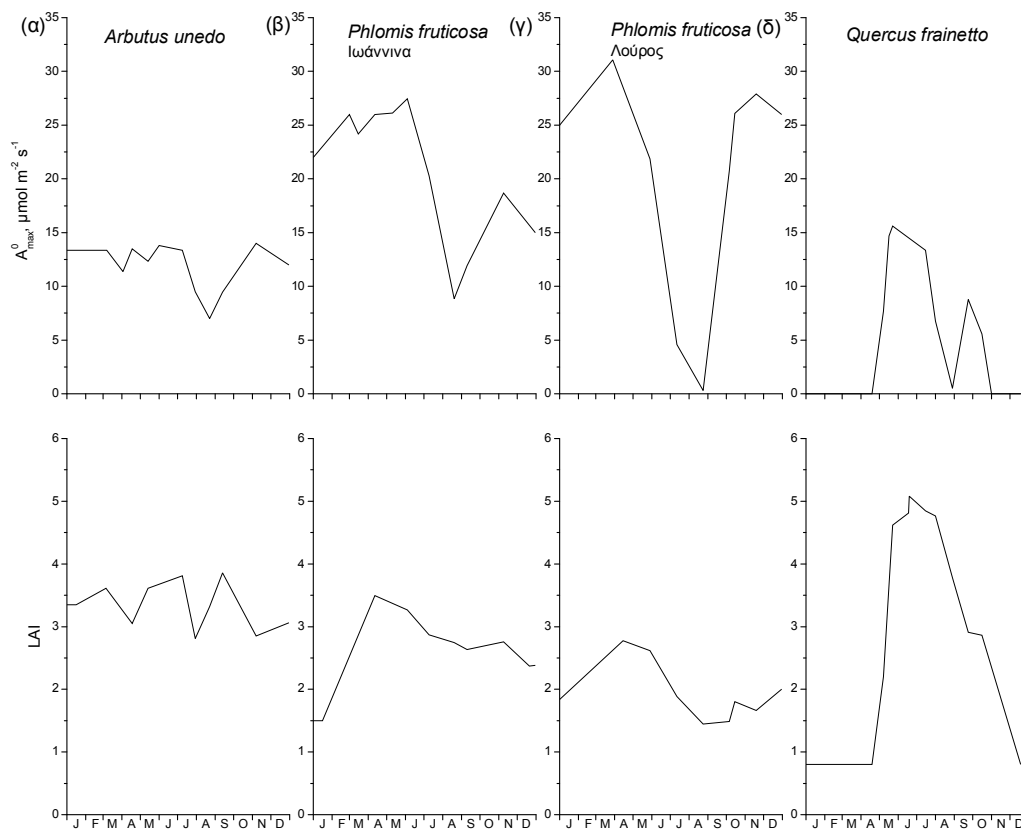
Υπομοντέλο	Λειτουργία	Δεδ. Εισόδου	Εξισώσεις
1 Φωτοσύνθεσης φύλλου	Υπολογισμός A_{max}	Ψ , Chl, LMA, T_i , T_c , W	110
2 Θερμοκρασίας	Υπολογισμός T_c	T	109
3 PAR	Διαχωρισμός PAR σε απευθείας και διάχυτη	PAR	50, 51, 55, 56
4 LAI	Διαχωρισμός θόλου σε 30 τμήματα και υπολογισμός κλασμάτων φωτός και σκιάς για το καθένα	LAI θόλου	59, 60
5 PAR θόλου	Υπολογισμός PAR των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων τμημάτων του θόλου	PAR_{dir} , PAR_{dif} , LAI	66-70
6 Συνολικής ακτινοβολίας	Υπολογισμός συνολικής ακτινοβολίας (PAR, NIR και LW) που απορροφάται από το θόλο (I_{sun} και I_{shade})	PAR_{dir} , PAR_{dif}	82, 83
7 Αγωγιμότητας στομάτων	Υπολογισμός συνολικής αγωγιμότητας στομάτων (G_w)	g_s , L_{sun} , L_{shade}	85
8 Θερμοκρασίας φύλλων	Υπολογισμός θερμοκρασίας φωτιζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων του θόλου (T_i)	VPD_a , G_w , I_{sun} , I_{shade}	83
9 Κλιμάκωσης A_{max} στο θόλο	Υπολογισμός A_{max} για καθένα από τα 30 τμήματα του θόλου	A_{max}^0	92
10 VPD	Υπολογισμός VPD ατμόσφαιρας	T_{air} , RH	95
11 Φωτοσύνθεσης θόλου	Υπολογισμός ρυθμού φωτοσύνθεσης των φωτιζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων του θόλου (A_{sun} , A_{shade})	PAR_{sun} , PAR_{shade} , $A_{max}(L)$, α , θ , W, T_i	29
12 Διαπνοής	Υπολογισμός διαπνοής θόλου	T_L , VPD_a , G_w	99
13 Παραγωγικότητας θόλου	Υπολογισμός συνολικής παραγωγικότητας του θόλου	LAI_{sun} , LAI_{shade} , A_{sun} , A_{shade}	100

Ροές μελετούμενων ειδών

Το μοντέλο που αναπτύχθηκε (στο εξής θα αναφέρεται ως Mantis) χρησιμοποιήθηκε για την πραγματοποίηση ενδεικτικών προσομοιώσεων των ροών σε επίπεδο θόλου για τα μελετούμενα οικοσυστήματα για ένα έτος, με σκοπό την αποτύπωση του τρόπου λειτουργίας του μοντέλου σε επίπεδο οικοσυστημάτων. Οι προσομοιώσεις έγιναν για όλες τις περιοχές μελέτης και αφορούν το έτος 2007. Τα μετεωρολογικά δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν παρουσιάζονται στο Σχ. 26. Η φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία και η θερμοκρασία καταγράφηκαν από τους σταθμούς που είχαν τοποθετηθεί στις περιοχές μελέτης, ενώ τα δεδομένα σχετικής υγρασίας προέρχονται από σταθμούς μέτρησης του Εθνικού Αστεροσκοπείου Αθηνών (<http://cirrus.meteo.noa.gr/forecast/bolam/index.htm>). Οι τιμές A_{max} των φύλλων φωτός και LAI του θόλου για τις τέσσερις περιοχές μελέτης που χρησιμοποιήθηκαν ως δεδομένα εισόδου, όπως αυτές προέκυψαν από τις εποχιακές μετρήσεις στο πεδίο, παρουσιάζονται στο Σχ. 27. Η παραδοχή που έγινε για όλα τα είδη είναι ότι ο συντελεστής χ ισούται με 1 (δες αντίστοιχο κεφάλαιο).



Σχήμα 26. Ημερήσιες τιμές των μετεωρολογικών δεδομένων που χρησιμοποιήθηκαν για την πραγματοποίηση των προσομοιώσεων για τις 4 περιοχές μελέτης. Οι τιμές PAR αναφέρονται στο συνολικό PAR στη διάρκεια της ημέρας, ενώ οι τιμές T και RH στη μέση ημερήσια θερμοκρασία και σχετική υγρασία αντίστοιχα για κάθε περιοχή μελέτης.



Σχήμα 27. Τιμές A_{max} και LAI που χρησιμοποιήθηκαν για την πραγματοποίηση των προσομοιώσεων για τις 4 περιοχές μελέτης.

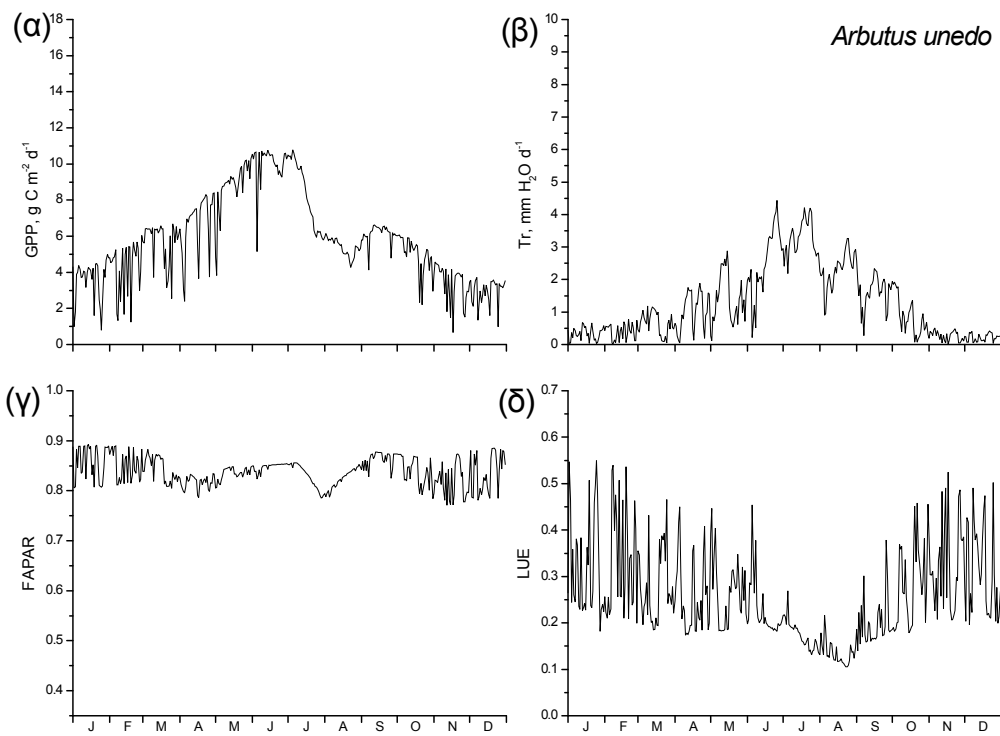
Το μοντέλο πραγματοποίησε προσομοιώσεις των ροών C, H₂O, FAPAR και LUE για διαστήματα 5 min και πραγματοποίησε ολοκληρώσεις στη διάρκεια της ημέρας. Οι ημερήσιες ροές των αναφερόμενων παραμέτρων για τις τέσσερις περιοχές μελέτης παρουσιάζονται στα Σχ. 28, 29, 30 και 31. Τα εποχιακά πρότυπα των ειδών που καταγράφονται αποτελούν συνδυασμό των προτύπων μεταβολών των οικοφυσιολογικών (A_{max}^0 και LAI) και των περιβαλλοντικών παραμέτρων (PAR και T). Το είδος *Arbutus unedo* παρουσιάζει το μέγιστο της παραγωγικότητάς του την περίοδο του Ιουνίου (Σχ. 28α), εμφανίζει μια πτώση την περίοδο Ιουλίου – Αυγούστου, που συμπίπτει με τη μείωση του A_{max} (Σχ. 27), ενώ εμφανίζει χαμηλές τιμές παραγωγικότητας κατά τη φθινοπωρινή και χειμερινή περίοδο, που συμπίπτουν με τις χαμηλές τιμές PAR και θερμοκρασίας (Σχ. 26). Το είδος *Phlomis fruticosa* στην περιοχή των Ιωαννίνων εμφανίζει τη μέγιστη ετήσια παραγωγικότητα κατά την περίοδο μέσα Μαΐου – μέσα Ιουνίου, την οποία ακολουθεί μια

μείωση μέχρι τα μέσα Αυγούστου (Σχ. 29), που συμπίπτει με τη μείωση του A_{\max} (Σχ. 27), ενώ οι τιμές παραγωγικότητας είναι επίσης χαμηλές κατά την φθινοπωρινή και χειμερινή περίοδο που συμπίπτει με χαμηλές τιμές PAR και θερμοκρασίας (Σχ. 26). Όσον αφορά το είδος *Phlomis fruticosa* στην περιοχή του Λούρου, το μέγιστο της παραγωγικότητας παρουσιάζεται νωρίτερα, κατά την περίοδο αρχών Απριλίου – τέλους Μαΐου, ενώ παράλληλα παρουσιάζεται εντονότερη και πιο παρατεταμένη μείωση μέχρι το τέλος Αυγούστου (Σχ. 30), περίοδο κατά την οποία η παραγωγικότητα μηδενίζεται λόγω έντονης υδατικής καταπόνησης. Σε ό,τι αφορά την χειμερινή και φθινοπωρινή περίοδο, ισχύει ό,τι και στην περιοχή των Ιωαννίνων, με ελαφρώς όμως υψηλότερες τιμές παραγωγικότητας. Για το είδος *Quercus frainetto* οι τιμές παραγωγικότητας ακολουθούν το αναπτυξιακό του πρότυπο: παρουσιάζεται έντονη αύξηση κατά την περίοδο έκπτυξης των φύλλων, ακολουθεί μια περίοδος σταθεροποίησης των τιμών κατά το διάστημα τέλη Μαΐου – μέσα Ιουλίου, σταδιακή μείωση μέχρι τα τέλη Αυγούστου, η οποία συμπίπτει με τη μείωση του A_{\max}^0 λόγω υδατικής καταπόνησης, μικρή αύξηση κατά την περίοδο του Σεπτεμβρίου και τελικά σταδιακός μηδενισμός λόγω πτώσης των φύλλων (Σχ. 31), που συνδυάζεται με ταυτόχρονη πτώση των τιμών του A_{\max}^0 (Σχ. 27).

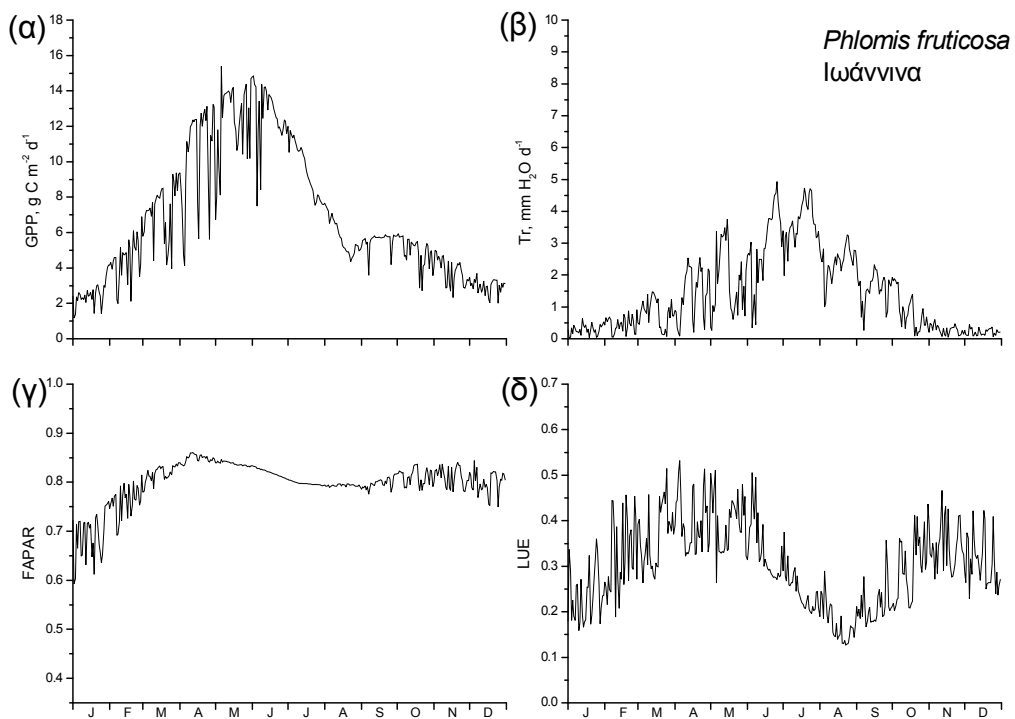
Η διαπνοή παρουσιάζει μια πιο ομοιόμορφη κατανομή στη διάρκεια του έτους για τα είδη *Arbutus unedo* και *Phlomis fruticosa* στην περιοχή των Ιωαννίνων, με τη μέγιστη τιμή της να απαντάται την περίοδο Ιουνίου – Ιουλίου και για τις δύο περιοχές, ενώ για το είδος *Phlomis fruticosa* στην περιοχή του Λούρου και *Quercus frainetto* το πρότυπο της διαπνοής ακολουθεί το πρότυπο της παραγωγικότητας (Σχ. 30, 31).

Η παράμετρος FAPAR για όλα τα είδη ακολουθεί το πρότυπο του LAI, το οποίο είναι λογικό, αφού οι δύο παράμετροι συνδέονται άμεσα (Turner 2003).

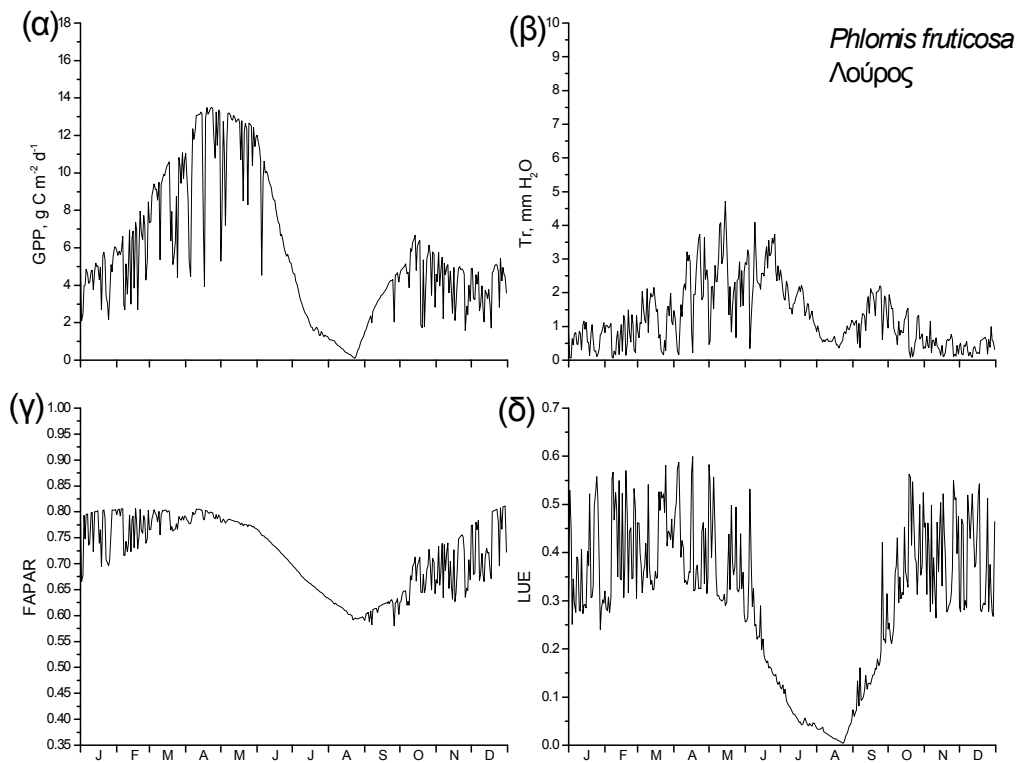
Τέλος, η παράμετρος LUE για όλα τα είδη ακολουθεί το πρότυπο μεταβολής του A_{\max}^0 όσον αφορά την αδρή μεταβολή της, ενώ παρατηρούνται έντονες αυξομειώσεις, οι οποίες συνδέονται με τις αυξομειώσεις στην ημερήσια PAR και αποδίδονται στη μεταβολή του λόγου της διάχυτης προς τη συνολική ημερήσια PAR (δες παρακάτω).



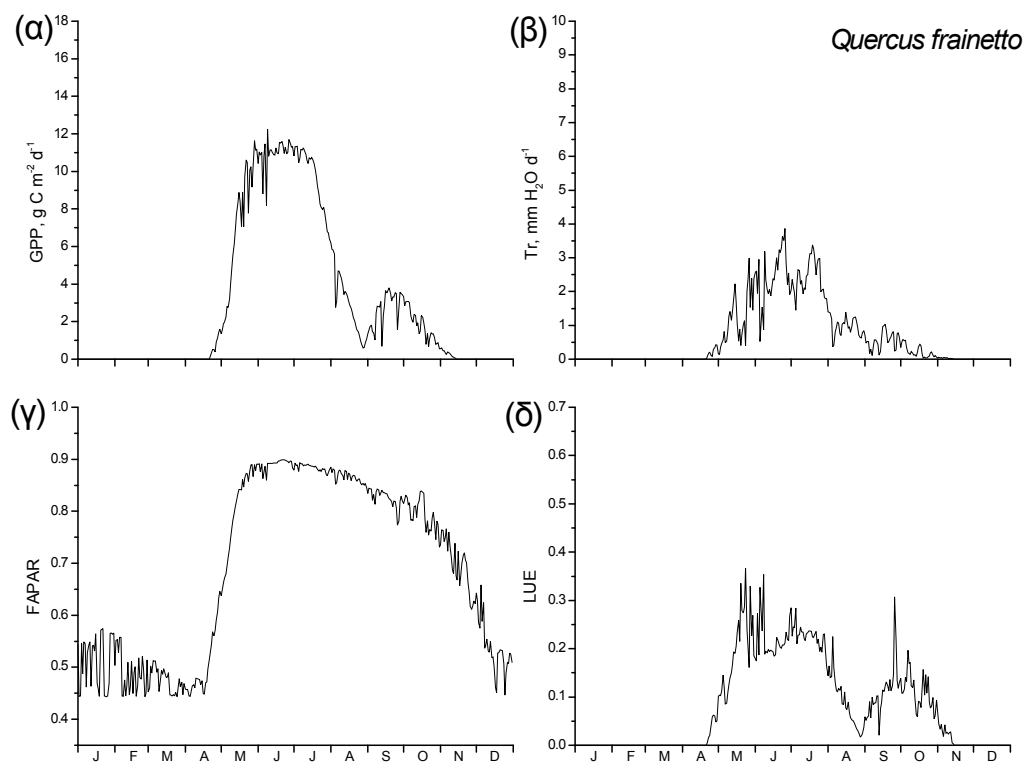
Σχήμα 28. Ετήσια διακύμανση των παραμέτρων GPP, Tr, FAPAR και LUE για το είδος *Arbutus unedo* κατά το έτος 2007.



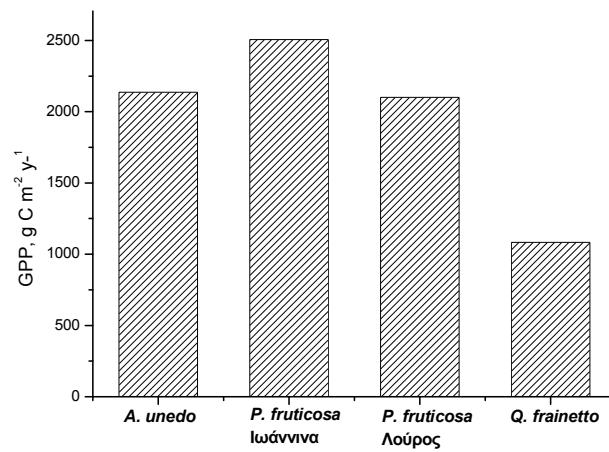
Σχήμα 29.: Ετήσια διακύμανση των παραμέτρων GPP, Tr, FAPAR και LUE για το είδος *Phlomis fruticosa* στην περιοχή των Ιωαννίνων κατά το έτος 2007.



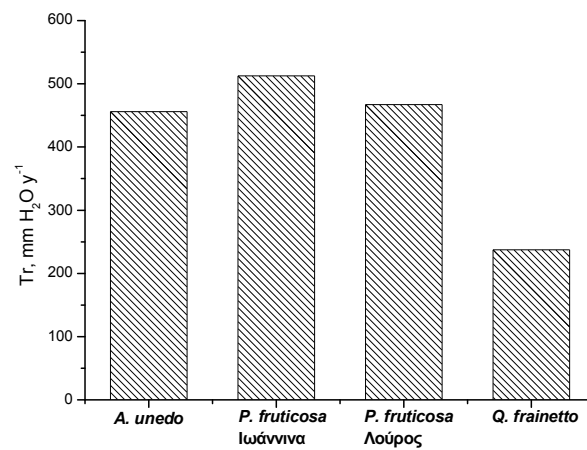
Σχήμα 30. Ετήσια διακύμανση των παραμέτρων GPP , Tr , $FAPAR$ και LUE για το είδος *Phlomis fruticosa* στην περιοχή του Λούρου κατά το έτος 2007.



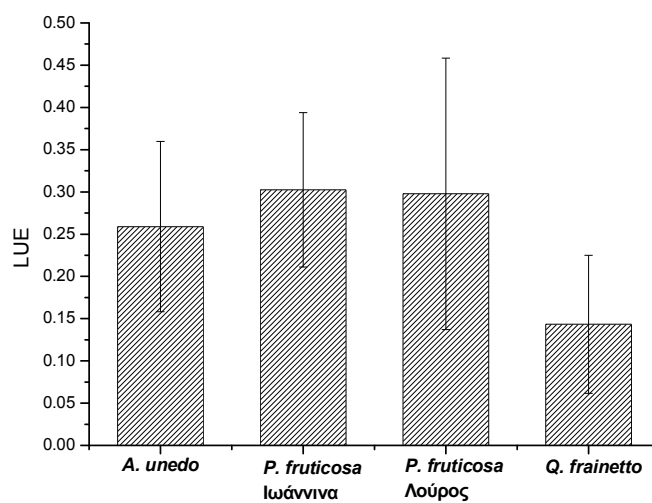
Σχήμα 31. Ετήσια διακύμανση των παραμέτρων GPP , Tr , $FAPAR$ και LUE για το είδος *Quercus frainetto* κατά το έτος 2007.



Σχήμα 32. Συνολική ετήσια παραγωγικότητα για κάθενα από τα μελετούμενα οικοσυστήματα.



Σχήμα 33. Συνολική ετήσια διαπνοή για κάθενα από τα μελετούμενα οικοσυστήματα.



Σχήμα 34. Μέσο ετήσιο LUE για κάθενα από τα μελετούμενα οικοσυστήματα.

Συγκρίνοντας την συνολική ετήσια GPP μεταξύ των ειδών, παρατηρούμε ότι το είδος *Phlomis fruticosa* παρουσιάζει τη μεγαλύτερη τιμή, ειδικά στην περιοχή των Ιωαννίνων (Σχ. 32). Διαισθητικά φαίνεται παράδοξο ένας φυλλοβόλος θάμνος, όπως το *Phlomis fruticosa* να παρουσιάζει υψηλότερες τιμές παραγωγικότητας, ειδικά όταν συγκρίνεται με ένα μεγάλο δέντρο, όπως το *Quercus frainetto*. Το φαινόμενο θα μπορούσε να αποδοθεί σε τρεις λόγους: (α) Το είδος *Phlomis fruticosa* παρουσιάζει πολύ υψηλότερες τιμές A_{\max}^0 από όλα τα είδη, (β) διατηρεί τα φύλλα του καθ' όλη τη διάρκεια του έτους και (γ) λόγω του μικρότερου μεγέθους του θόλου του διαθέτει υψηλότερο ποσοστό φύλλων που δέχονται απευθείας ηλιακή ακτινοβολία στη διάρκεια της ημέρας.

Με σκοπό την ανάδειξη της βαρύτητας με την οποία οι παράμετροι εισόδου επηρεάζουν τα αποτελέσματα του μοντέλου, πραγματοποιήθηκε ανάλυση πολλαπλής παλινδρόμησης μεταξύ των ημερήσιων τιμών παραγωγικότητας του μοντέλου για όλα τα μελετούμενα είδη και των παραμέτρων A_{\max}^0 , PAR_d , T_d , LAI και RH. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης παρουσιάζονται στον Πιν. 6.

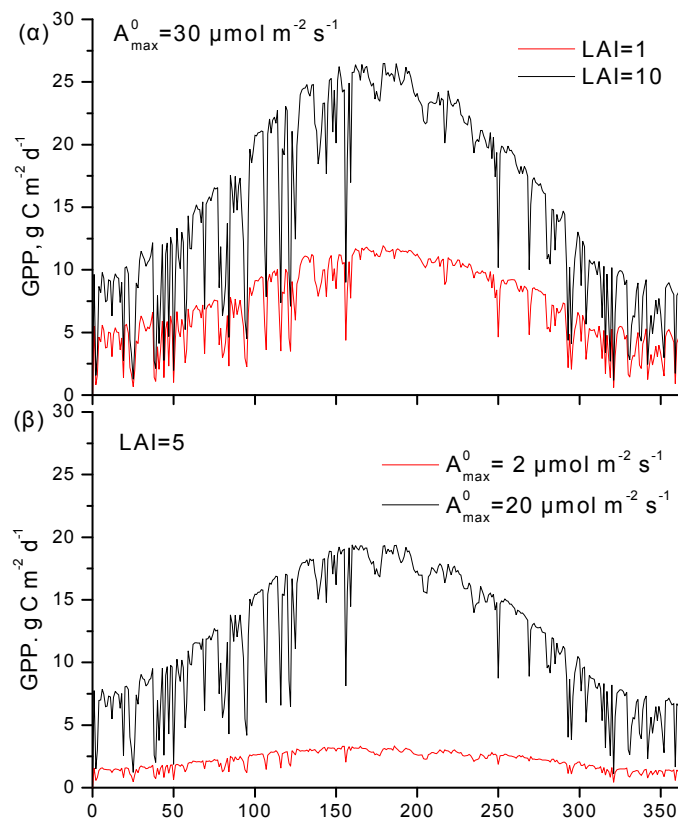
Πίνακας 7. Ανάλυση πολλαπλής παλινδρόμησης μεταξύ των GPP, Tr και παραμέτρων εισόδου στο μοντέλο, με σκοπό την ανάδειξη της σημαντικότερης παραμέτρου.

Παράμετρος	GPP		Tr	
	t-value	P	t-value	P
A_{\max}^0	65.35	<0.001	24.46	<0.001
LAI	34.53	<0.001	18.04	<0.001
PAR_d	35.59	<0.001	22.01	<0.001
T_d	3.53	<0.001	19.64	<0.001
RH	9.69	<0.001	-17.21	<0.001

Από την ανάλυση προκύπτει ότι η παράμετρος που επηρεάζει περισσότερο την παραγωγικότητα σε επίπεδο θόλου, με μεγάλη διαφορά από τις υπόλοιπες, είναι η τιμή A_{\max}^0 των φύλλων φωτός (t-value 65.35), ακολουθούν το PAR_d και το LAI με περίπου ισοδύναμη συνεισφορά (t-value 35.59 και 34.53 αντίστοιχα), η σχετική υγρασία έχει σημαντική ($P < 0.001$) αλλά μικρή συνεισφορά στο τελικό αποτέλεσμα (t-value 9.69), ενώ η επίδραση της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας στην ημερήσια παραγωγικότητα του θόλου είναι πολύ μικρή (t-value 3.53). Το τελευταίο αποτελεί το πιο ενδιαφέρον αποτέλεσμα της ανάλυσης και φαίνεται διαισθητικά παράδοξο, αφού η θερμοκρασία συμμετέχει σε όλες τις βιοχημικές αντιδράσεις του φυτού. Με αφορμή τα αποτελέσματα που παρουσιάζονται

στον Πιν. 7 σχετικά με τη σημαντικότητα της κάθε παραμέτρου στα αποτελέσματα του μοντέλου, πραγματοποιήθηκαν επιπλέον κάποιες θεωρητικές προσομοιώσεις, ώστε τα αποτελέσματα να οπτικοποιηθούν και να ποσοτικοποιηθούν καλύτερα.

Στην πρώτη περίπτωση, εξετάστηκε το ερώτημα ποια θα ήταν η μεταβολή στη συνολική ετήσια παραγωγικότητα αν μεταβαλλόταν μόνο μια από τις δυο οικοφυσιολογικές παραμέτρους, LAI ή A_{\max}^0 . Χρησιμοποιώντας τα μετεωρολογικά δεδομένα του 2007 για την περιοχή της Ψήνας πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις στη διάρκεια του έτους για δυο θεωρητικές περιπτώσεις: α) δύο είδη έχουν την ίδια τιμή A_{\max}^0 καθ' όλη τη διάρκεια του έτους ($30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) και διαφορετικές τιμές LAI (1 και 10 αντίστοιχα) και β) δύο είδη έχουν την ίδια τιμή LAI (=5) και διαφορετικές τιμές A_{\max}^0 (2 και $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ αντίστοιχα). Και στα δύο σενάρια επιλέχθηκε η μεταβαλλόμενη τιμή να είναι δεκαπλάσια της τιμής αναφοράς για καλύτερη σύγκριση των αποτελεσμάτων. Σε όλες τις προσομοιώσεις θεωρήθηκε ότι $x=1$ και $\theta=0.7$. Τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων παρουσιάζονται στο Σχ. 35.



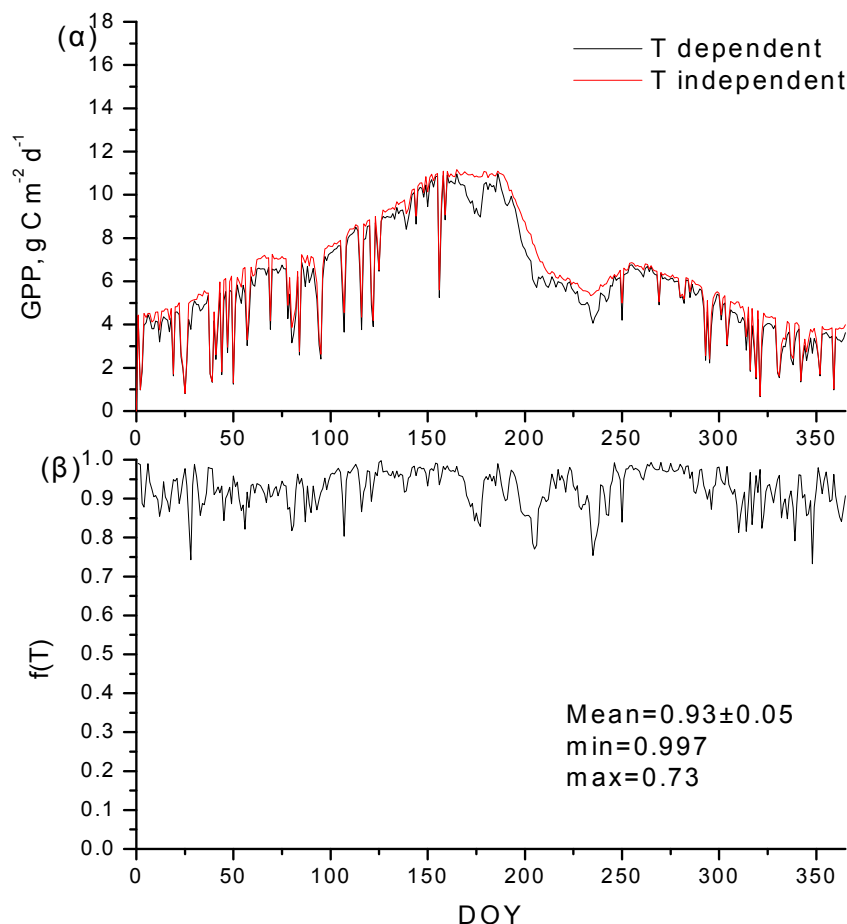
Σχήμα 35. Ετήσια διακύμανση του GPP για δύο υποθετικούς θόλους με ίδια τιμή A_{\max}^0 και διαφορετικές τιμές LAI (α) και ίδια τιμή LAI και διαφορετικές τιμές A_{\max}^0 (β).

Όπως είναι αναμενόμενο, το είδος με την υψηλότερη τιμή LAI παρουσιάζει υψηλότερες τιμές παραγωγικότητας από το είδος με τη χαμηλότερη τιμή LAI για την ίδια τιμή A_{\max}^0 (Σχ. 35α), όπως και το είδος με την υψηλότερη τιμή A_{\max}^0 παρουσιάζει υψηλότερες τιμές παραγωγικότητας από το είδος με τη χαμηλότερη τιμή A_{\max}^0 για την ίδια τιμή LAI (Σχ. 35β). Ωστόσο, η μέση ετήσια τιμή του λόγου τιμών παραγωγικότητας στην πρώτη περίπτωση είναι 2.11 ± 0.15 , ενώ στη δεύτερη περίπτωση 5.32 ± 0.87 , δηλαδή για δεκαπλάσια τιμή LAI η τιμή της παραγωγικότητας είναι λίγο παραπάνω από διπλάσια, ενώ για δεκαπλάσια τιμή A_{\max}^0 η τιμή της παραγωγικότητας είναι πάνω από πενταπλάσια.

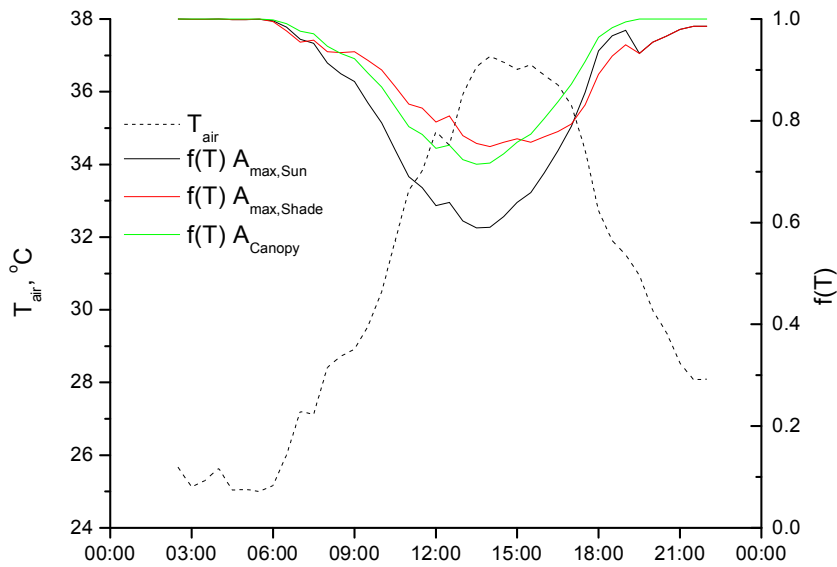
Στην δεύτερη περίπτωση, πραγματοποιήθηκε μια προσομοίωση με τα δεδομένα του έτους 2007 για την περιοχή της Ψήνας, απαλείφοντας την επίδραση της θερμοκρασίας στο A_{\max} , θεωρώντας δηλαδή $f(T)=1$. Τα αποτελέσματα της προσομοίωσης αυτής, σε σύγκριση με τα αποτελέσματα της κανονικής προσομοίωσης για το είδος *Arbutus unedo* παρουσιάζονται στο Σχ. 36. Παρατηρώντας το Σχ. 36α βλέπουμε ότι η ετήσια καμπύλη της πρωτογενούς παραγωγικότητας σε επίπεδο θόλου στην περίπτωση που θεωρήσουμε ότι η θερμοκρασία δεν επηρεάζει το ρυθμό φωτοσύνθεσης (κόκκινη γραμμή) διαφέρει ελάχιστα από την περίπτωση που θεωρούμε ότι η θερμοκρασία επηρεάζει το ρυθμό φωτοσύνθεσης (μαύρη γραμμή). Ο λόγος των δύο αυτών ποσοτήτων, που εκφράζει την ποσοστιαία μεταβολή της παραγωγικότητας λόγω της ημερήσιας θερμοκρασίας, παρουσιάζεται στο σχήμα 35β, όπου και παρατηρούμε ότι η μέση ετήσια τιμή του κλάσματος είναι 0.93 ± 0.05 , με μέγιστη περίπου 1 και ελάχιστη 0.73, δηλαδή στην πιο ακραία περίπτωση στη διάρκεια του έτους προσομοίωσης για το συγκεκριμένο είδος, η μείωση της παραγωγικότητας λόγω θερμοκρασίας σε επίπεδο θόλου είναι μόνο 27%. Το αποτέλεσμα αυτό ενδεχομένως να προκύπτει από τη χωρική και χρονική κλιμάκωση των διεργασιών, αφού η μέση ημερήσια θερμοκρασία δεν είναι πάντα ενδεικτική της διακύμανσής της στη διάρκεια της ημέρας και επιπλέον, όπως έχει αναφερθεί, η μονή παράμετρος στην οποία ασκεί επίδραση η θερμοκρασία σε επίπεδο φύλλου είναι το A_{\max}^0 , συνεπώς όταν πραγματοποιείται η κλιμάκωση από το φύλλο στο θόλο, η επίδραση αυτή πιθανώς ατονεί.

Με σκοπό να αποτυπωθεί ο τρόπος με τον οποίο η θερμοκρασία επηρεάζει το ρυθμό φωτοσύνθεσης για τα φύλλα φωτός, τα φύλλα σκιάς, αλλά και συνολικά του θόλου, πραγματοποιήθηκε μια προσομοίωση στη διάρκεια μιας ημέρας με υψηλές τιμές θερμοκρασίας για το είδος *Arbutus unedo* (Σχ. 37). Παρατηρούμε ότι το A_{\max} των φωτιζόμενων φύλλων (μαύρη γραμμή) επηρεάζεται εντονότερα από τη θερμοκρασία σε

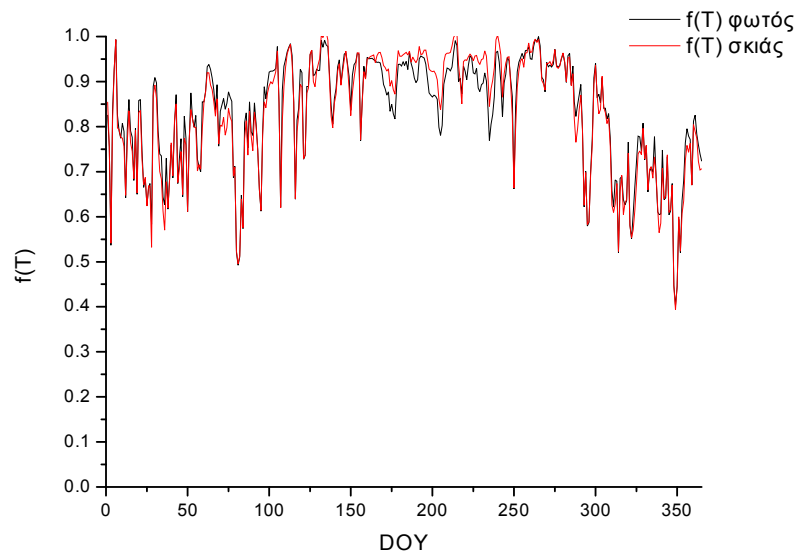
σχέση με το A_{\max} των σκιαζόμενων φύλλων (κόκκινη γραμμή), το οποίο είναι αναμενόμενο, αφού η θερμοκρασία των φύλλων που δέχονται απευθείας ακτινοβολία είναι συνήθως υψηλότερη από τη θερμοκρασία των φύλλων που σκιάζονται. Η μείωση του συνολικού ρυθμού φωτοσύνθεσης του θόλου λόγω θερμοκρασίας (πράσινη γραμμή) προσομοιάζει περισσότερο στον τρόπο μείωσης του A_{\max} των σκιαζόμενων φύλλων. Ωστόσο, παρατηρώντας το Σχ. 37 για το διάστημα της ημέρας από τις 15:00 και μετά βλέπουμε ότι η μείωση του συνολικού ρυθμού φωτοσύνθεσης του θόλου είναι μικρότερη από τη μείωση του A_{\max} των φωτιζόμενων και των σκιαζόμενων φύλλων, δεν αποτελεί δηλαδή κάποια ενδιάμεση κατάσταση μεταξύ των δύο. Αυτό συμβαίνει γιατί στον υπολογισμό του συνολικού ρυθμού φωτοσύνθεσης του θόλου εμπλέκονται και οι παράμετροι α και θ , οι οποίες θεωρούνται ότι δεν επηρεάζονται από τη θερμοκρασία.



Σχήμα 36. α) Ετήσια καμπύλη παραγωγικότητας για το είδος *Arbutus unedo* (μαύρη γραμμή) και υποθετική καμπύλη παραγωγικότητας για το ίδιο είδος αν θεωρηθεί ότι η θερμοκρασία δεν επηρεάζει το ρυθμό φωτοσύνθεσης (κόκκινη γραμμή). β) Ετήσια διακύμανση της ποσοστιαίας μείωσης της παραγωγικότητας λόγω θερμοκρασίας.



Σχήμα 37. Μείωση του ρυθμού φωτοσύνθεσης ($f(T)$) στη διάρκεια μια ζεστής ημέρας για το A_{max} των φωτιζόμενων (μαύρη γραμμή) και σκιαζόμενων (κόκκινη γραμμή) φύλλων, καθώς και τη συνολική φωτοσύνθεση του θόλου (πράσινη γραμμή) για το είδος *Arbutus unedo*.



Σχήμα 38. Μέση ημερήσια μείωση του A_{max} των φωτιζόμενων (μαύρη γραμμή) και των σκιαζόμενων (κόκκινη γραμμή) φύλλων λόγω θερμοκρασίας για το είδος *Arbutus unedo* στη διάρκεια του έτους 2007.

Το τελευταίο αποτυπώνεται και στο Σχ. 38, στο οποίο παρουσιάζεται η μέση ημερήσια μείωση του A_{\max} λόγω θερμοκρασίας των φύλλων φωτός και σκιάς για το είδος *Arbutus unedo* στη διάρκεια του χρόνου. Παρατηρούμε ότι η μείωση αυτή τόσο για τα φύλλα φωτός όσο και για τα φύλλα σκιάς είναι αρκετά εντονότερη σε σχέση με τη συνολική μείωση της φωτοσύνθεσης του θόλου (Σχ. 36β).

Σε ό,τι αφορά την διαπνοή, όλες οι μελετούμενες παράμετροι είναι σημαντικές ($P < 0.001$), με το A_{\max}^0 να παρουσιάζει τη μεγαλύτερη σχετική επίδραση από όλες ($t\text{-value} = 24.46$) και ακολουθεί η ημερήσια PAR με μικρή διαφορά ($t\text{-value} = 22.01$) (Πίνακας 7). Πολύ υψηλή σχετική επίδραση έχει η ημερήσια θερμοκρασία ($t\text{-value} = 19.64$), το LAI ($t\text{-value} = 18.04$) και η μέση ημερήσια σχετική υγρασία ($t\text{-value} = -17.21$). Παρατηρούμε ότι όλες οι μελετούμενες παράμετροι είναι περίπου ισοδύναμες στον υπολογισμό της διαπνοής.

Η ανάλυση που παρουσιάζεται στον Πιν. 6 δίνει μια εικόνα για τη σχετική συνεισφορά των επιμέρους παραμέτρων, αλλά δεν πρέπει να θεωρηθεί απόλυτη, αφού πάσχει από συγγραμικότητα μεταξύ κάποιων παραμέτρων, κυρίως της ημερήσιας θερμοκρασίας με την ημερήσια τιμή PAR: χαμηλές τιμές θερμοκρασίας κατά τους χειμερινούς μήνες και υψηλές κατά τους καλοκαιρινούς συμπίπτουν με χαμηλές ή υψηλές τιμές PAR κατά τις αντίστοιχες περιόδους. Ωστόσο, η χαμηλή σχετική επίδραση της θερμοκρασίας ή η υψηλή σχετική επίδραση των άλλων παραμέτρων αποτυπώνεται σαφώς μέσω των προσομοιώσεων που πραγματοποιήθηκαν και παρουσιάζονται στα Σχ. 36 και 37.

Με βάση την παραπάνω ανάλυση, συμπεραίνουμε ότι σε επίπεδο θόλου οι σημαντικότερες παράμετροι που επηρεάζουν την ημερήσια παραγωγικότητα είναι το A_{\max}^0 , το LAI και η ημερήσια PAR, ενώ η άμεση επίδραση της θερμοκρασίας είναι πολύ μικρή. Ωστόσο, η επίδραση της θερμοκρασίας ενδέχεται να είναι έντονη, αλλά με έμμεσο τρόπο. Για παράδειγμα, η θερμοκρασία επηρεάζει έντονα τη συνολική διαπνοή, άρα και τη διαθεσιμότητα του νερού στο έδαφος. Το διαθέσιμο νερό στο έδαφος καθορίζει το δυναμικό νερού του φυτού, το οποίο με τη σειρά του επηρεάζει έντονα το A_{\max} , τη σημαντικότερη δηλαδή παράμετρο για τον υπολογισμό της παραγωγικότητας του θόλου. Επίσης, η θερμοκρασία επηρεάζει έντονα μεταβολικά και αναπτυξιακά πρότυπα του φυτού, όπως το ρυθμό βιοσύνθεσης των χλωροφυλλών (Kumar Tewari and Charan Tripathy, 1998) η συγκέντρωση των οποίων επηρεάζει επίσης έντονα το A_{\max} .

Επαλήθευση μοντέλου

Κατά τη διαδικασία ελέγχου του τρόπου λειτουργίας ενός μοντέλου με σκοπό την εκτίμηση των αποτελεσμάτων του συναντούμε διάφορους ορισμούς, με συνηθέστερους τους όρους validation (επικύρωση), verification (επαλήθευση) και evaluation (εκτίμηση). Δεδομένου ότι οι ορισμοί validation και verification είναι συνώνυμοι (Rykiel, 1996) ένας κοινός όρος απόδοσης στα ελληνικά και για τα δύο θα μπορούσε να είναι ο όρος επαλήθευση. Γενικά η διαμάχη είναι έντονη για το κατά πόσο ένα μοντέλο μπορεί να επαληθευτεί ή όχι και τίθεται υπό συζήτηση ακόμη και το κατά πόσο είναι αναγκαία η επαλήθευσή του. Η επικρατούσα θέση είναι ότι είναι λάθος η προσπάθεια επαλήθευσης ενός μοντέλου, αφού εξ ορισμού τα μοντέλα μπορούν μόνο να ακυρωθούν και όχι να επαληθευτούν (Oreskes *et al.* 1994). Επί της ουσίας, όταν ένα μοντέλο περάσει έναν αριθμό από δοκιμές αυξάνει η αξιοπιστία του, αλλά δεν αποτελεί απόδειξη επαλήθευσης (Pachepsky 1996). Η συζήτηση βέβαια αυτή είναι περισσότερο φιλοσοφική και συνδέεται με την αυστηρά μαθηματική προσέγγιση του θέματος, σύμφωνα με την οποία για τα μοντέλα, κατ' αντιστοιχία των υποθέσεων, εξ' ορισμού μπορεί μόνο να αποδειχθεί η απόρριψη τους και όχι η ισχύς τους. Βέβαια, στην οικολογική έρευνα, εκτός από το μαθηματικό μέρος υπάρχει και το φυσιολογικό, συνεπώς ως ορισμός του όρου επαλήθευση στην περίπτωση αυτή υιοθετείται αυτός των Mayer and Butler (1993), σύμφωνα με τον οποίον «η επαλήθευση ενός μοντέλου είναι η σύγκριση των αποτελεσμάτων του με τον πραγματικό κόσμο για να καθοριστεί κατά πόσο ένα μοντέλο είναι κατάλληλο για τον προοριζόμενο σκοπό». Ο παραπάνω ορισμός θα μπορούσε να ταιριάζει περισσότερο στον όρο evaluation (εκτίμηση), αφού η σύγκριση των μοντελοποιημένων τιμών με τις πραγματικές δεν αποτελεί επαλήθευση του μοντέλου με τον αυστηρό όρο, αλλά εκτίμηση της επαρκούς λειτουργίας του για το λόγο χρησιμοποίησης του. Καταλήγοντας, οι όροι validation, verification και evaluation στην οικολογική έρευνα, είναι καλό να θεωρούνται συνώνυμοι και οποιαδήποτε περαιτέρω συζήτηση έγγειται περισσότερο στο μαθηματικό-φιλοσοφικό κομμάτι, παρά στο φυσιολογικό. Μια συμπυκνωμένη ανασκόπηση της ορολογίας και της μεθοδολογίας της έννοιας της επαλήθευσης για τα οικολογικά μοντέλα έχει γίνει από τον Rykiel (1996).

Στην οικοφυσιολογική έρευνα ως αποδεκτή μέθοδος για τον έλεγχο της σωστής λειτουργίας ενός μοντέλου έχει επικρατήσει η σύγκριση των μοντελοποιημένων τιμών με τιμές που προέρχονται από μετρήσεις και η χρήση του συντελεστή R^2 ως δείκτη

αξιόπιστης συσχέτισης. Όσο μεγαλύτερος είναι ο συντελεστής R^2 , τόσο μεγαλύτερη θεωρείται η αξιοπιστία του μοντέλου. Βέβαια, η χρήση του δείκτη R^2 μόνο εμπεριέχει κάποιους κινδύνους, αφού κατά την διαδικασία ελέγχου του μοντέλου, οι μοντελοποιημένες τιμές σε σχέση με τις μετρημένες δεν αρκεί να έχουν καλό συντελεστή προσδιορισμού, αλλά να βρίσκονται και κοντά στη γραμμή 1-1. Συνεπώς, για τον ορθό έλεγχο δεν αρκεί μόνο η χρήση του R^2 , αλλά θα πρέπει να ισχύουν και οι εξής προϋποθέσεις:

1. Η κλίση της γραμμής συσχέτισης και είναι κοντά στην τιμή 1-1
2. Το intercept να είναι κοντά στο μηδέν

Ο ταυτόχρονος έλεγχος όλων αυτών των παραμέτρων βέβαια αυξάνει την υποκειμενικότητα του ελέγχου. Για την αντιμετώπιση αυτών των προβλημάτων έχουν προταθεί διάφορες εναλλακτικές μέθοδοι, όπως η χρήση του δείκτη RMSE ή του δείκτη Model Efficiency (ME) (Mayer and Butler 1993). Ο δείκτης ME είναι ο δείκτης που συγκρίνει απευθείας τα δεδομένα εξόδου του μοντέλου με τις μετρημένες τιμές και ο τύπος του είναι

$$ME = 1 - \frac{\sum (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum (y_i - \bar{y}_i)^2} \quad \text{Εξίσωση 112}$$

Όπου

y_i η τιμή αναφοράς

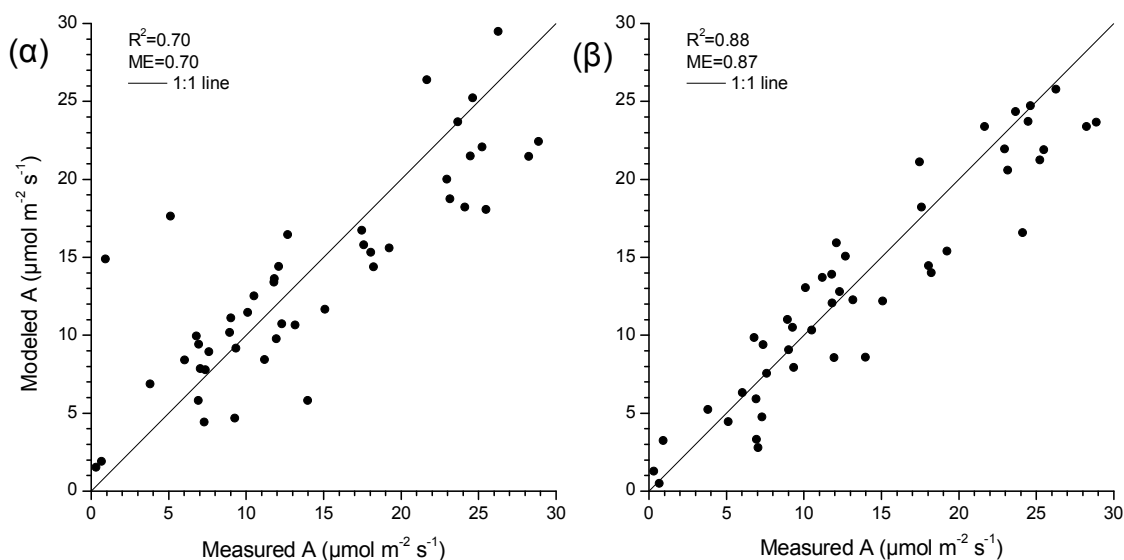
\hat{y}_i η μοντελοποιημένη τιμή

\bar{y}_i ο μέσος όρος των τιμών αναφοράς

Ο δείκτης ME φαίνεται να είναι ο καταλληλότερος για τη διαδικασία της επαλήθευσης του μοντέλου, αφού αποτελεί ένα συνδυασμό του δείκτη R^2 και της παρουσίας των δεδομένων πάνω στη γραμμή 1-1.

Σε επίπεδο φύλλου, οι μοντελοποιημένες τιμές φωτοσύνθεσης περιγράφονται πλήρως με τις εξισώσεις 29, 104 και 110, σε συνδυασμό με τις ειδοεξαρτώμενες παραμέτρους που παρουσιάζονται στον Πίνακα 5. Ο ρυθμός φωτοσύνθεσης για καθένα από τα τρία μελετούμενα είδη μπορεί να υπολογιστεί από τέσσερις οικοφυσιολογικές παραμέτρους (συγκέντρωση χλωροφυλλών, LMA, πρωινό δυναμικό νερού και θερμοκρασία φύλλου) και δύο μετεωρολογικές (PAR και μέση θερμοκρασία των προηγούμενων 33 ημερών, T_{33}). Μια ανάλυση ευαισθησίας του μοντέλου που πραγματοποιήθηκε για κάθε είδος ξεχωριστά

και αφορούσε την επίδραση των Ψ, LMA και συγκέντρωσης χλωροφυλλών στο A_{max} έδειξε ότι για όλα τα είδη η σημαντικότερη παράμετρος είναι το Ψ, η μεταβολή του οποίου εξηγεί το 80.4%, 64.7% και 62.4% της μεταβολής του A_{max} για τα είδη *Phlomis fruticosa*, *Arbutus unedo* και *Quercus frainetto* αντίστοιχα. Η επίδραση των άλλων παραμέτρων στα αποτελέσματα του μοντέλου είναι ειδοεξαρτώμενες, με τη συγκέντρωση χλωροφυλλών να είναι η δεύτερη σηματικότερη παράμετρος για τα είδη *Quercus frainetto* και *Phlomis fruticosa* και το LMA να έχει ελάχιστη επίδραση για αυτά τα είδη. Ωστόσο, το LMA είναι η δεύτερη σημαντικότερη παράμετρος για το *Arbutus unedo*, ενώ η συγκέντρωση χλωροφυλλών έχει ελάχιστη επίδραση στα αποτελέσματα του μοντέλου για αυτό το είδος. Επιπρόσθετα με την προσέγγιση μοντελοποίησης μέσω της χρήσης του δυναμικού του νερού που περιγράφηκε παραπάνω, δοκιμάστηκε και μια εναλλακτική προσέγγιση με βάση τη συνολική βροχόπτωση των 85 ημερών πριν τη μέτρηση (χρησιμοποιώντας την Εξ. 104 αντί της Εξ. 107). Και οι δυο προσεγγίσεις εφαρμόστηκαν σε ένα ανεξάρτητο σετ δεδομένων που περιλαμβάνει και τα τρία είδη. Τα δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν στη διαδικασία επαλήθευσης συλλέχθηκαν κατά την τριετή περίοδο μελέτης και όπως παρουσιάζεται στο Σχ. 39, η προσέγγιση μέσω του δυναμικού του νερού είναι σημαντικά ακριβέστερη από την προσέγγιση μέσω της βροχόπτωσης, με συντελεστές $R^2=0.88$ και $ME=0.87$ ($P<0.001$).



Σχήμα 39. Σύγκριση μετρημένων και μοντελοποιημένων τιμών με τις προσεγγίσεις της βροχόπτωσης (α) και του δυναμικού του νερού (β). Για κάθε σημείο η μετρημένη τιμή αφορά το μέσο όρο 10-20 μετρήσεων που πραγματοποιήθηκαν για ένα είδος μία ημέρα. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν στη διάρκεια όλης της περιόδου μελέτης.

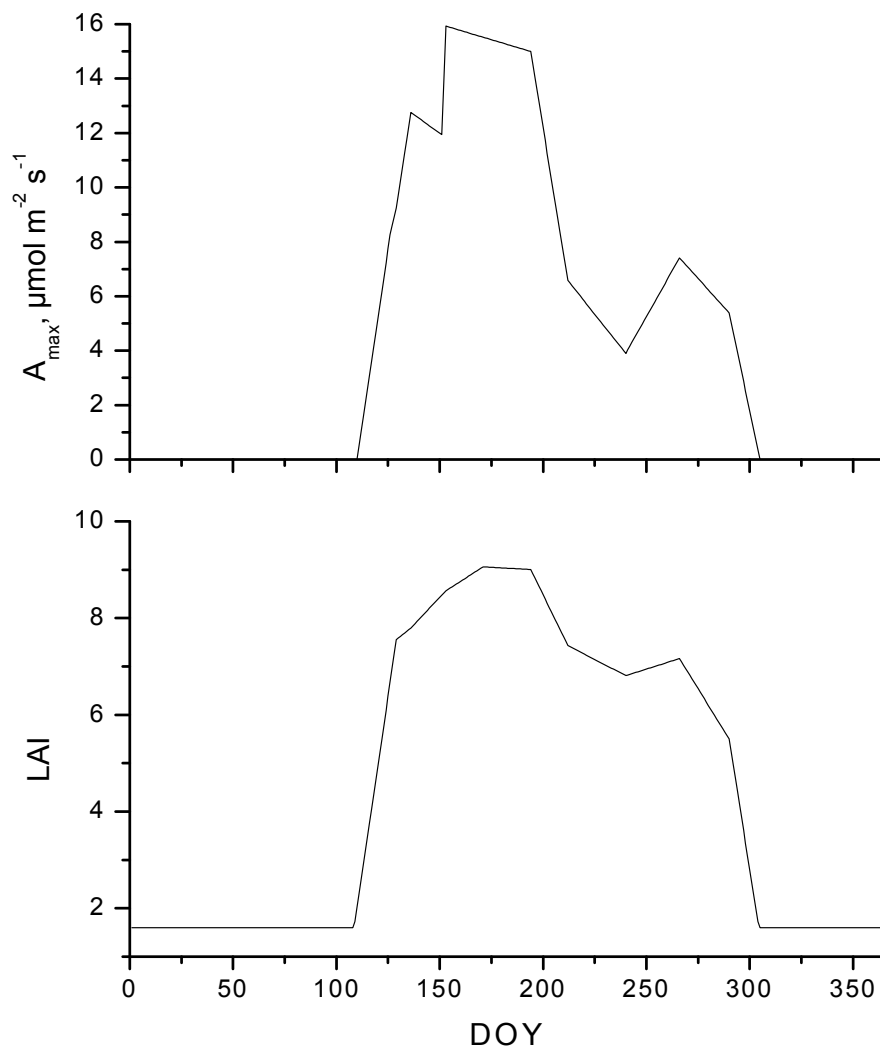
Σε ό,τι αφορά τη διαδικασία επαλήθευσης σε επίπεδο θόλου, μοναδικός τρόπος με τον οποίον θα μπορούσε να πραγματοποιηθεί είναι μέσω της σύγκρισης των αποτελεσμάτων του μοντέλου με μετρήσεις από κάποιον πύργο eddy (Medlyn *et al.* 2005). Δυστυχώς, λόγω έλλειψης πύργου eddy, τα αποτελέσματα του μοντέλου σε επίπεδο θόλου δεν μπορούν να συγκριθούν με μετρημένες τιμές για τις περιοχές μελέτης. Παρόλο που υπάρχουν πλέον μεγάλα δίκτυα πύργων eddy σε παγκόσμια κλίμακα (CarboEurope, Ameriflux), σε διάφορα οικοσυστήματα και γεωγραφικά πλάτη και τα αποτελέσματα των μετρήσεων τους υπάρχουν διαθέσιμα στο διαδίκτυο, εντούτοις τα δεδομένα τους εστιάζονται σε μικρομετεωρολογικές μετρήσεις, ενώ οι οικοφυσιολογικές μετρήσεις είναι ελλειπείς, π.χ. σε κάποιες περιπτώσεις μπορεί να παρέχουν δεδομένα LAI, αλλά σε καμιά περίπτωση δεν υπάρχουν μετρήσεις φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου. Παρόλα αυτά, η σύγκριση των αποτελεσμάτων του μοντέλου με μετρημένες τιμές παραγωγικότητας κρίθηκε αναγκαία, έστω και μόνο για να δειχθεί ότι το μοντέλο λειτουργεί ικανοποιητικά τουλάχιστον σε επίπεδο τάξης μεγέθους.

Στο πλαίσιο αυτό επιχειρήθηκε η ακόλουθη προσέγγιση: Μεταξύ των πύργων του ευρωπαϊκού δικτύου (Euroflux) εντοπίστηκε ένα οικοσύστημα αποτελούμενο από το είδος *Fagus sylvatica* στην περιοχή Collelongo, Italia, παρόμοιο με αυτό της παρούσας διατριβής. Από τη χρονοσειρά δεδομένων του οικοσυστήματος αυτού επιλέχθηκε το έτος 2000 προς σύγκριση με το έτος 2007 του Μετσόβου, με βασικό κριτήριο την ομοιότητα στις ημερομηνίες έναρξης και λήξης της αναπτυξιακής περιόδου. Δεδομένου ότι οι οικοφυσιολογικές παράμετροι που καθορίζουν την αδρή μεταβολή της καμπύλης παραγωγικότητας για κάθε είδος είναι το A_{max} και το LAI, όπως προκύπτει και από τα παραπάνω αποτελέσματα για κάθε είδος, πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις για τις οποίες χρησιμοποιήθηκαν ως δεδομένα εισόδου οι εποχιακές τιμές A_{max} και LAI που μετρήθηκαν στην περιοχή του Μετσόβου για το έτος 2007 (Σχ. 40) και ως μετεωρολογικά δεδομένα αυτά που κατέγραψε ο πύργος eddy στο Collelongo για το έτος 2000 (Σχ. 41). Τα μετεωρολογικά δεδομένα που καταγράφει ο πύργος είναι η συνολική ηλιακή ακτινοβολία σε $W m^{-2}$, η θερμοκρασία του αέρα σε $^{\circ}C$ και το VPD σε kPA σε διαστήματα 10 min. Από αυτά χρησιμοποιήθηκε η θερμοκρασία ως έχει, η συνολική ακτινοβολία μετατράπηκε σε PAR, πολλαπλασιάζοντας με την παράμετρο 2.3, όπως περιγράφεται στο κεφάλαιο της ηλιακής ακτινοβολίας και το VPD μετατράπηκε σε σχετική υγρασία.

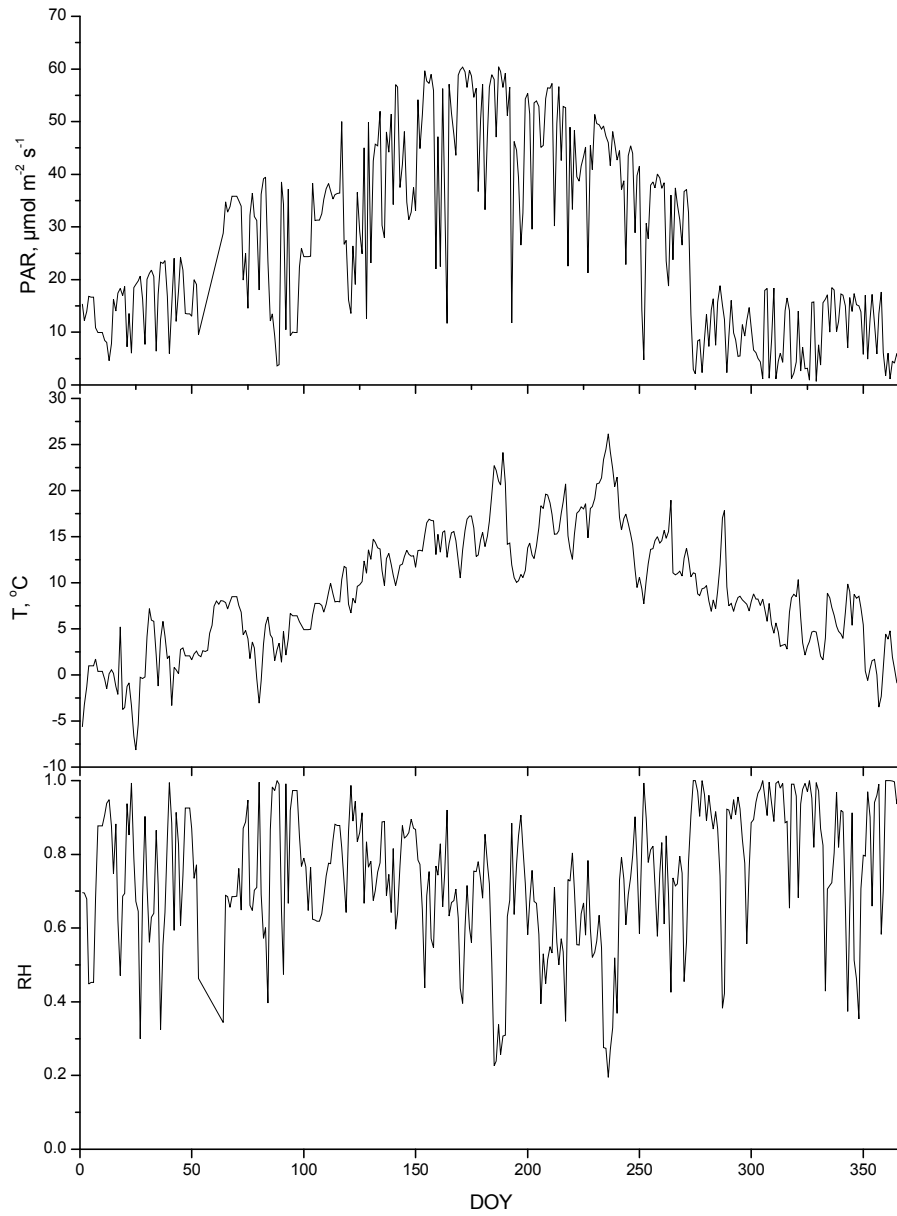
Τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων για την παραγωγικότητα και την διαπνοή συγκρινόμενα με τις τιμές που δίνει ο πύργος παρουσιάζονται στο Σχ. 42. Παρατηρούμε

ότι οι μοντελοποιημένες τιμές παραγωγικότητας και διαπνοής ακολουθούν ικανοποιητικά το εποχιακό πρότυπο των μετρημένων τιμών και οι απόλυτες τιμές τους, συγκρινόμενες με τις μετρήσεις του πύργου, παρουσιάζουν ισχυρή συσχέτιση κυρίως όσον αφορά την παραγωγικότητα, με συντελεστές $R^2=0.84$, $ME=0.80$ και $P<0.001$ (Σχ. 43). Οι αναφερόμενοι συντελεστές αφορούν τις μη μηδενικές τιμές παραγωγικότητας, δηλαδή το διάστημα της αναπτυξιακής περιόδου. Όσον αφορά τα αποτελέσματα της διαπνοής, φαίνεται να ακολουθούν ικανοποιητικά το εποχιακό πρότυπο μεταβολών, αλλά είναι ελαφρώς υποεκτιμημένες σε σχέση με τις τιμές του πύργου. Οι αντίστοιχοι συντελεστές για την αναπτυξιακή περίοδο είναι $R^2=0.77$ και $ME=0.46$ ($P<0.001$) (Σχ. 44). Η υποεκτίμηση αυτή εν μέρει μπορεί να αποδοθεί στο ότι οι τιμές του πύργου αφορούν συνολική εξατμισοδιαπνοή του οικοσυστήματος, ενώ οι τιμές του Mantis αφορούν αποκλειστικά τιμές διαπνοής του θόλου.

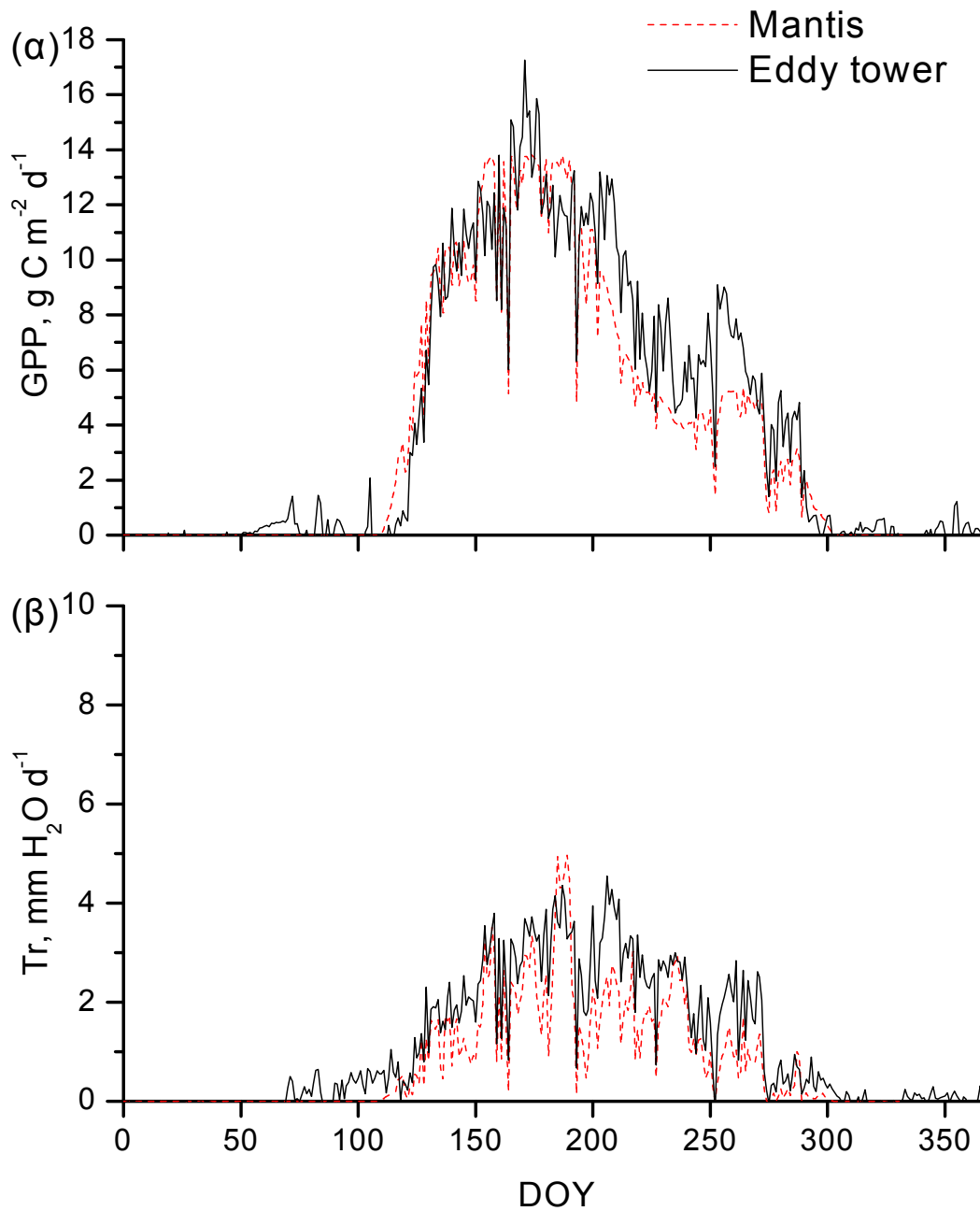
Ο παραπάνω ανορθόδοξος τρόπος δεν μπορεί να αποτελέσει ισχυρισμό επαλήθευσης του μοντέλου, αλλά καταδεικνύει ότι τα αποτελέσματα του μοντέλου είναι στην ίδια τάξη μεγέθους με τις μετρήσεις και το εποχιακό πρότυπο αποτυπώνεται ικανοποιητικά. Ως τελικό αποτέλεσμα, οι τιμές παραγωγικότητας και διαπνοής του μοντέλου έχουν πολύ καλή συσχέτιση με τα δεδομένα του πύργου.



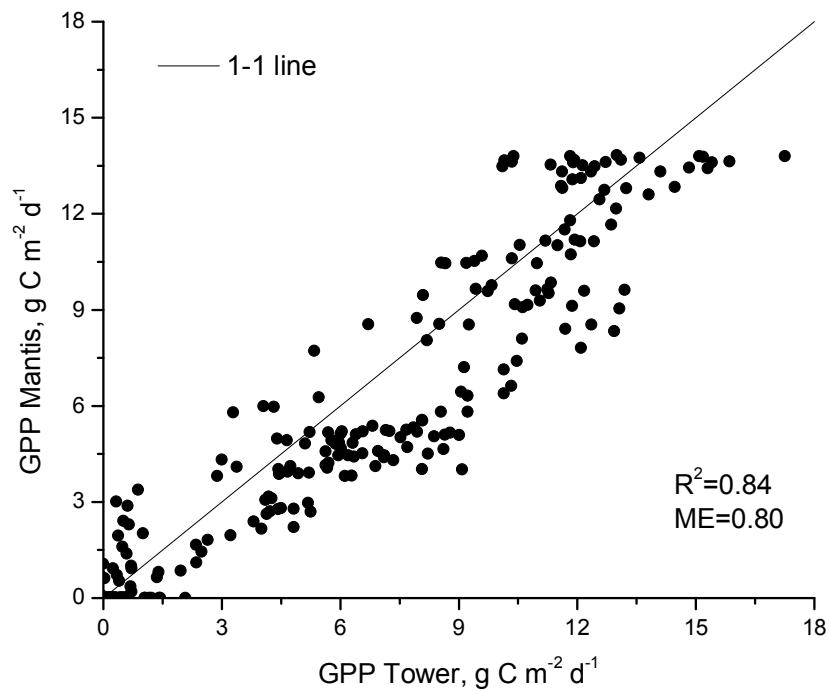
Σχήμα 40. Εποχικάκές τιμές A_{max} και LAI για το είδος *Fagus sylvatica* στην περιοχή του Μετσόβου που χρησιμοποιήθηκαν σαν δεδομένα εισόδου για την πραγματοποίηση των προσομοιώσεων.



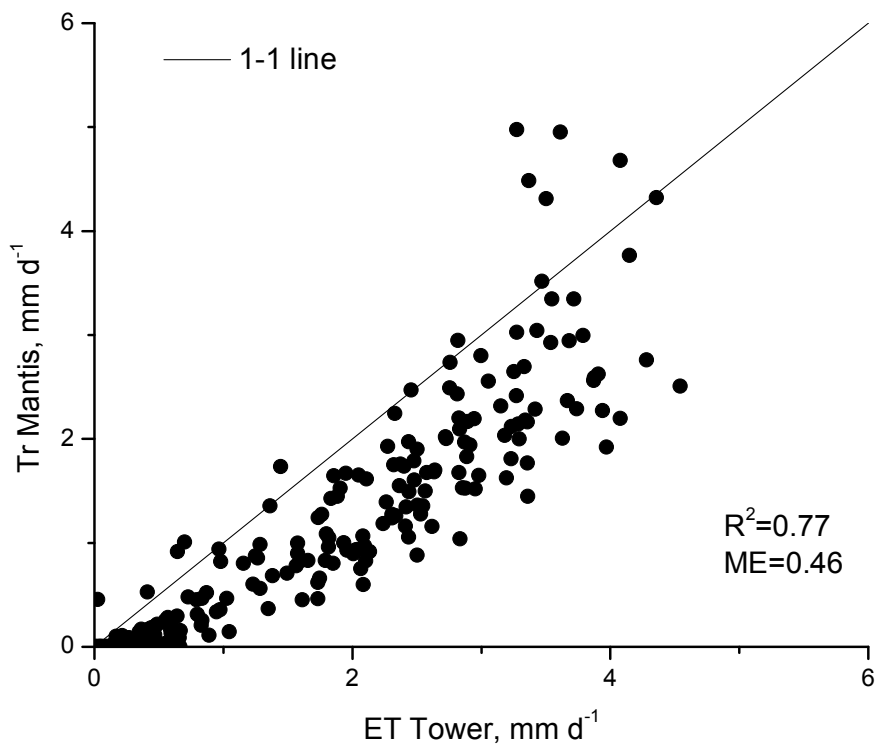
Σχήμα 41. Ημερήσιες τιμές των μετεωρολογικών δεδομένων του Collelongo για το έτος 2000 που χρησιμοποιήθηκαν σαν δεδομένα εισόδου για την πραγματοποίηση των προσομοιώσεων.



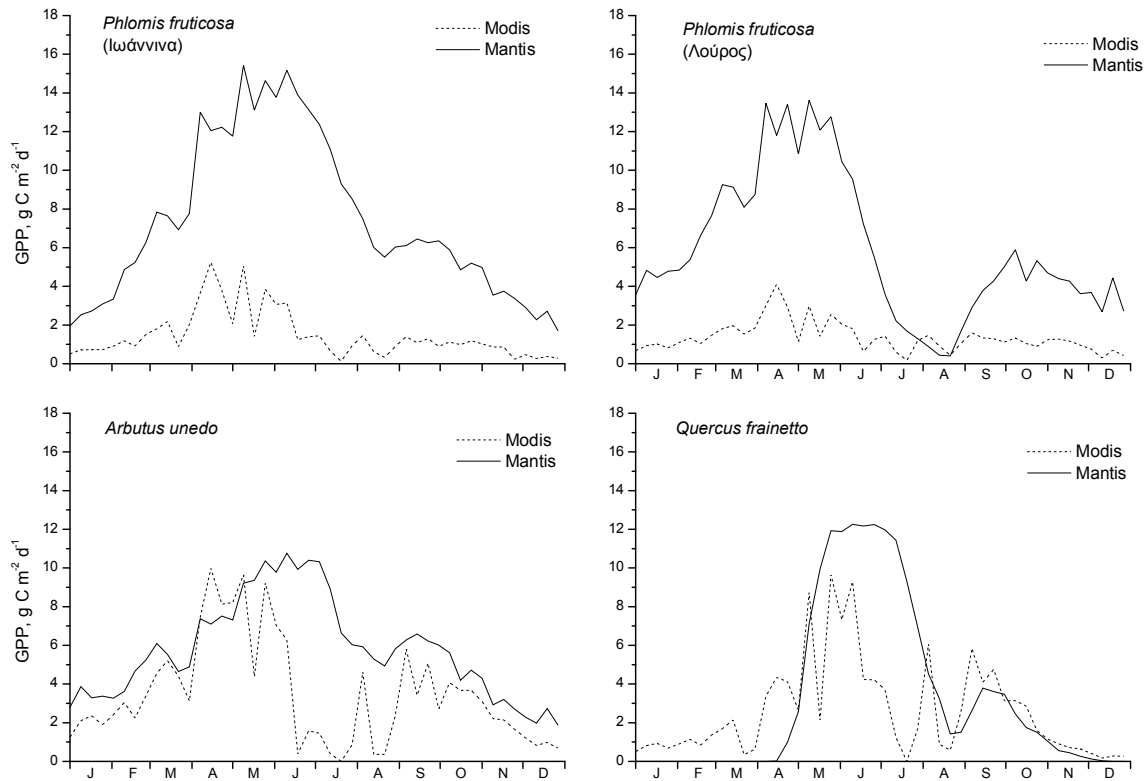
Σχήμα 42. Ημερήσια παραγωγικότητα (α) και διαπνοή (εξατμισοδιαπνοή στην περίπτωση του πύργου) (β) για την περιοχή του Collelongo, όπως υπολογίζονται από το μοντέλο (μαύρη γραμμή) και μετρήθηκαν από τον πύργο (κόκκινη γραμμή).



Σχήμα 43. Σύγκριση μετρημένων και μοντελοποιημένων τιμών παραγωγικότητας για το είδος *Fagus sylvatica* στην περιοχή του Collelongo. Οι συντελεστές R^2 και ME αναφέρονται στις μη μηδενικές τιμές παραγωγικότητας.



Σχήμα 44. Σύγκριση μετρημένων τιμών εξατμισοδιαπνοής και μοντελοποιημένων τιμών διαπνοής για την περιοχή του Collelongo. Οι τιμές R^2 και ME αναφέρονται στις μη μηδενικές τιμές.



Σχήμα 45. Σύγκριση των αποτελεσμάτων του μοντέλου με την παραγωγικότητα του MODIS για το έτος 2007. Τα αποτελέσματα είναι εκφρασμένα στο μέσο όρο του ημεμέρου για να είναι συγκρίσιμα μεταξύ τους.

Στο Σχ. 45 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων του μοντέλου σε σχέση με τα αποτελέσματα της παραγωγικότητας του έτοιμου προϊόντος Modis GPP (MOD17A2), που παρέχονται από τη NASA (<http://reverb.echo.nasa.gov>). Τα αποτελέσματα του Modis παρέχονται για διαστήματα 8 ημερών, συνεπώς οι καμπύλες παραγωγικότητας του μοντέλου παρουσιάζονται επίσης για διαστήματα ολοκλήρωσης 8 ημερών, ώστε τα αποτελέσματα να είναι συγκρίσιμα μεταξύ τους. Παρατηρούμε ότι τα αποτελέσματα GPP του μοντέλου διαφέρουν πάρα πολύ από αυτά του Modis, ωστόσο τα αποτελέσματα παραγωγικότητας του Modis έχει αναγνωριστεί ότι υποεκτιμούν το ρυθμό παραγωγικότητας (Turner 2003).

Παραμετροποίηση ενός μοντέλου LUE

Τα μοντέλα LUE (Light Use Efficiency) αποτελούν μια top-down προσέγγιση για την εκτίμηση της παραγωγικότητας και είναι ιδιαίτερα δημοφιλή στην παρακολούθησή της σε μεγάλη κλίμακα, αφού μπορούν να παραμετροποιηθούν μέσω δορυφορικών δεδομένων, τα οποία καλύπτουν μεγάλη χωρική και χρονική κλίμακα και πλέον είναι προσιτά σε όλους. Όπως αναφέρθηκε στην εισαγωγή, τα μοντέλα LUE στηρίζονται στην Εξ. 3, σύμφωνα με την οποία:

$$GPP = \varepsilon \cdot APAR$$

όπου ε το LUE του θόλου

APAR η συνολική απορροφούμενη PAR από το θόλο

Το ε αποτελεί πολύ κρίσιμη παράμετρο, όμως οι φυσιολογικοί μηχανισμοί που την καθορίζουν δεν έχουν κατανοηθεί και τεκμηριωθεί πλήρως (Jenkins *et al.* 2007). Γενικά στα μοντέλα LUE το ε εισάγεται είτε ως σταθερά (Veroustraete *et al.* 2002), είτε ως μια μέγιστη τιμή ε_{max} , η οποία είναι χαρακτηριστική του τύπου των οικοσυστημάτων και τροποποιείται από συντελεστές κλιμάκωσης (scalars) οι οποίοι εξαρτώνται από μετεωρολογικές παραμέτρους (Χiao 2004). Οι τιμές ε_{max} που χρησιμοποιεί το προϊόν GPP του Modis (MOD17A) (Running *et al.* 1999) για τους διάφορους τύπους οικοσυστημάτων παρουσιάζονται στον Πίνακα 8.

Πίνακας 8. Το ε_{max} (εκφρασμένο σε $mol\ C\ (mol\ APAR)^{-1}$) για τους τύπους των οικοσυστημάτων, όπως τα προσδιορίζει ο αλγόριθμος του MODIS.

Τύπος Οικοσυστήματος	ε_{max}
Αείφυλλα κωνοφόρα	0.305
Αείφυλλα πλατύφυλλα	0.328
Φυλλοβόλα κωνοφόρα	0.312
Φυλλοβόλα πλατύφυλλα	0.295
Μικτό δάσος	0.316
Δάση	0.226
Δασώδη λιβάδια	0.217
Κλειστοί θαμνώνες	0.251
Ανοιχτοί θαμνώνες	0.219
Λιβάδια	0.192
Καλλιέργειες	0.192

Παρατηρώντας τον Πίνακα 8 διακρίνουμε μια πολύ αδρή κατηγοριοποίηση των οικοσυστημάτων, η οποία μπορεί να μας δώσει μια γενική εικόνα της κατανομής της παραγωγικότητας σε παγκόσμιο επίπεδο, αλλά προφανώς δεν μπορεί να αποδώσει με ακρίβεια διαειδικές διαφοροποιήσεις.

Σκοπός του παρόντος κεφαλαίου είναι η διερεύνηση του τρόπου με τον οποίον το ε_{\max} επηρεάζεται από περιβαλλοντικές και φυσιολογικές παραμέτρους και η μαθηματική αποτύπωση αυτής της μεταβολής. Ουσιαστικά γίνεται μια προσπάθεια εισαγωγής όσο το δυνατόν περισσότερης φυσιολογικής ερμηνείας σε μια παράμετρο για την οποία η φυσιολογική ερμηνεία είναι περιορισμένη βιβλιογραφικά. Δεδομένου ότι το A_{\max} των φύλλων φωτός και το LAI είναι οι οικοφυσιολογικές παράμετροι που επηρεάζουν εντονότερα την παραγωγικότητα του θόλου (Πιν. 7), η ανάλυση εστιάστηκε σε αυτές τις δυο παραμέτρους.

Από τις περιβαλλοντικές παραμέτρους, η θερμοκρασία και η σχετική υγρασία έχουν εισαχθεί στα μοντέλα LUE για τον υπολογισμό του ε (Xiao 2004, Running *et al.* 1999). Ωστόσο, μια άλλη παράμετρος που αναμένεται να είναι πολύ σημαντική, αλλά παρόλα αυτά δεν έχει εισαχθεί στους αλγορίθμους των μοντέλων LUE, είναι η ατμοσφαιρική διάδοση, ο λόγος δηλαδή της συνολικής ακτινοβολίας στη διάρκεια της ημέρας προς τη δυνητική μέγιστη (τ). Όπως έχει αναφερθεί, ο λόγος αυτός επηρεάζει τη σχέση μεταξύ της διάχυτης ακτινοβολίας προς τη συνολική. Δεδομένου ότι ο θόλος εκμεταλλεύεται καλύτερα τη διάχυτη ακτινοβολία απ' ό,τι την απευθείας, αναμένεται στη διάρκεια μιας συννεφιασμένης μέρας το ε του θόλου να είναι αυξημένο.

Σε αυτήν την κατεύθυνση πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις με το μοντέλο Mantis για διάφορα υποθετικά σενάρια A_{\max}^0 , LAI και τ . Λόγω του ότι η προσπάθεια εστιάζεται στον τρόπο καθορισμού του ε με βάση τις συγκεκριμένες παραμέτρους, η θερμοκρασία κάθε φορά θεωρείται σταθερή και ίση με τη βέλτιστη, συνεπώς δεν επηρεάζει τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων. Επίσης, με σκοπό την καλύτερη εκτίμηση της συνεισφοράς της παραμέτρου τ στην εκτίμηση του ε , το γεωγραφικό πλάτος για το οποίο πραγματοποιήθηκαν οι προσομοιώσεις ορίστηκε ίσο με 0° , έτσι ώστε όλες οι μεταβολές στο PAR να οφείλονται αποκλειστικά στη διαφορετική τιμή τ και όχι στις εποχιακές διαφοροποιήσεις του λόγω γεωγραφικού πλάτους. Για τον υπολογισμό του ε ($g\ C\ (mol\ APAR)^{-1}$) χρησιμοποιείται η εξίσωση

$$\varepsilon = \frac{\text{GPP}_d}{\text{APAR}_d}$$

Όπου

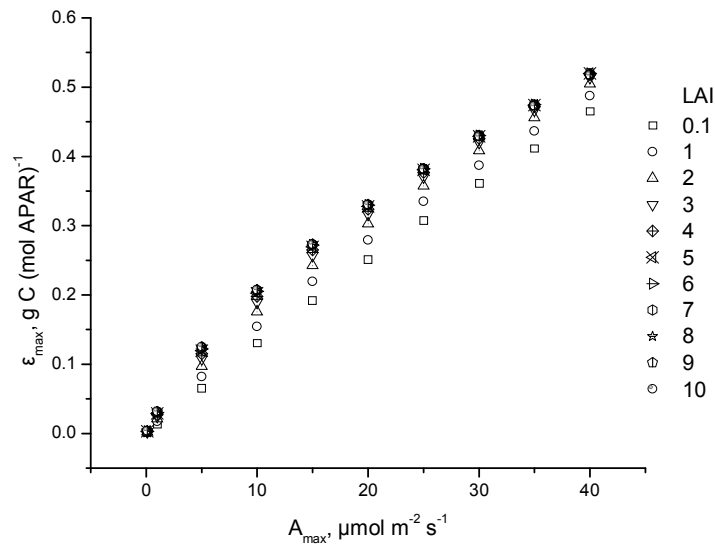
GPP_d η ημερήσια τιμή της παραγωγικότητας

APAR_d η ημερήσια τιμή του APAR

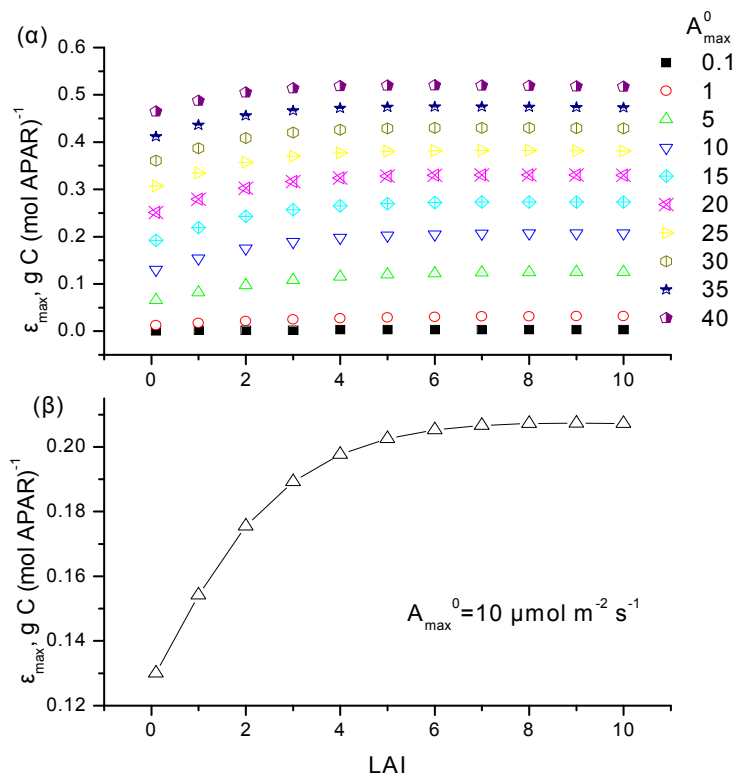
Οι προσομοιώσεις με το Mantis πραγματοποιήθηκαν για τιμές A_{\max}^0 που κυμαίνονται από 0.1-40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, τιμές LAI από 0.1-10 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ και τιμές τ από 0.05-0.85. Οι τιμές A_{\max}^0 και LAI εισάγονται απευθείας ως δεδομένα εισόδου στο Mantis, ενώ η τιμή τ έμμεσα: όπως έχει αναφερθεί, το Mantis δέχεται σαν δεδομένα εισόδου στιγμιαίες ή ημερήσιες τιμές PAR, τις οποίες τροποποιεί και τις κατανέμει στη διάρκεια της ημέρας, κάνοντας παράλληλα διαχωρισμό σε απευθείας και διάχυτη ακτινοβολία. Στη συγκεκριμένη περίπτωση οι τιμές ημερήσιας PAR εισάγονται ως τιμές της δυνητικής ημερήσιας, η οποία για το γεωγραφικό πλάτος των 0° είναι σχεδόν σταθερή καθ'όλη τη διάρκεια του έτους και ίση με $64.6 \pm 2.3 \text{ mol d}^{-1}$, πολλαπλασιασμένες με την παράμετρο τ . Ο τρόπος υπολογισμού της δυνητικής ημερήσιας PAR, του διαχωρισμού της ακτινοβολίας σε απευθείας και διάχυτη και της κατανομής σε στιγμιαίες τιμές στη διάρκεια της ημέρας περιγράφονται στο αντίστοιχο κεφάλαιο. Για τη διερεύνηση της εξάρτησης του ε_{\max} από το A_{\max}^0 και το LAI, οι προσομοιώσεις πραγματοποιήθηκαν για καθαρές ημέρες. Ως καθαρές ημέρες ορίζονται αυτές που έχουν $\tau > 0.75$ (Spitters *et al.* 1986). Η παράμετρος χ ορίστηκε ίση με 1, ενώ η παράμετρος θ ίση με 0.7 (δες αντίστοιχα κεφάλαια).

Εξάρτηση ε_{\max} από A_{\max}^0 και LAI

Η μεταβολή του ε_{\max} σε σχέση με το A_{\max}^0 για τις διάφορες τιμές LAI παρουσιάζεται στο Σχ. 46, ενώ η μεταβολή του ε_{\max} σε σχέση με το LAI για τις διάφορες τιμές A_{\max}^0 στο Σχ. 47. Προκειμένου να εξαχθεί μια κοινή εξίσωση υπολογισμού του ε_{\max} από τις παραμέτρους A_{\max} και LAI, πραγματοποιήθηκε στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων μέσω επαναλαμβανόμενων συσχετίσεων και δοκιμών.



Σχήμα 46. Μεταβολή του ϵ_{max} σε σχέση με το A_{max}^0 για διάφορες τιμές LAI.



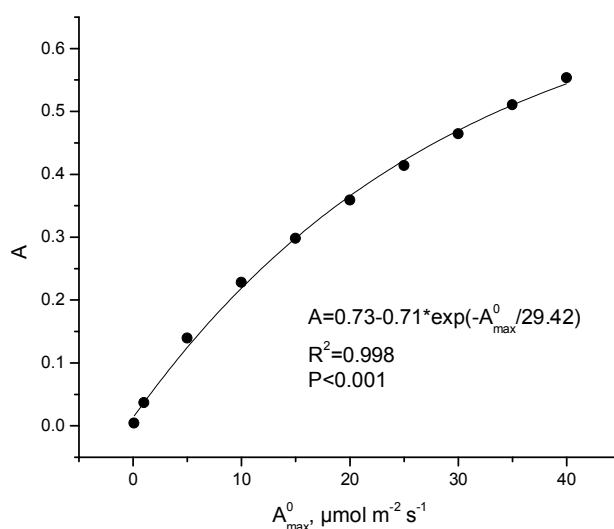
Σχήμα 47. Μεταβολή του ϵ_{max} σε σχέση με το LAI για διάφορες τιμές A_{max}^0 (α) και λεπτομέρεια μεταβολής ϵ_{max} σε σχέση με το LAI για ένα θόλο $A_{max}^0 = 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Μέσω πολλών δοκιμών καταλήξαμε ότι η μεταβολή του ϵ_{max} σε σχέση με το LAI

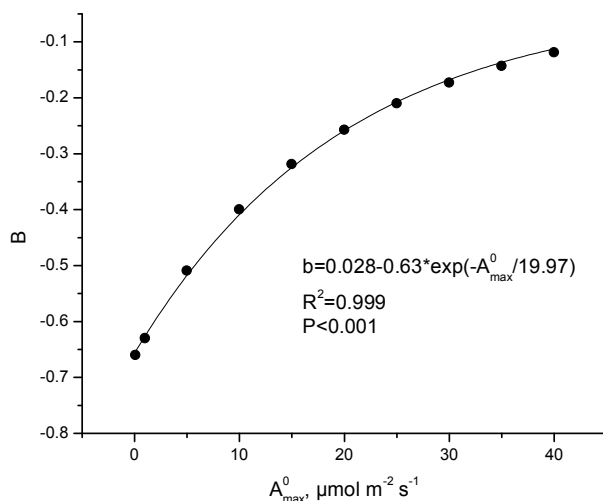
περιγράφεται από την Εξ. 114, σύμφωνα με την οποία:

$$\varepsilon_{\max} = A \cdot \left(1 + B \cdot \exp\left(-\frac{\text{LAI}}{C}\right) \right) \quad \text{Εξίσωση 114}$$

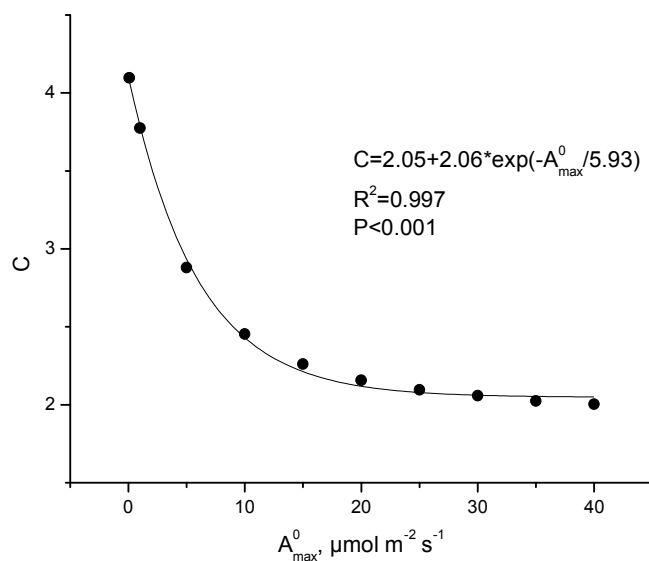
Οι παράμετροι A, B και C της Εξ. 114 βρέθηκε ότι παρουσιάζουν ισχυρή συσχέτιση με το A_{\max}^0 , όπως παρουσιάζεται στα Σχ. 48-50.



Σχήμα 48. Εξάρτηση της παραμέτρου A της Εξ. 114 από το A_{\max}^0 .



Σχήμα 49. Εξάρτηση της παραμέτρου B της Εξ. 114 από το A_{\max}^0 .



Σχήμα 50. Εξάρτηση της παραμέτρου C της Εξ. 114 από το A_{\max}^0 .

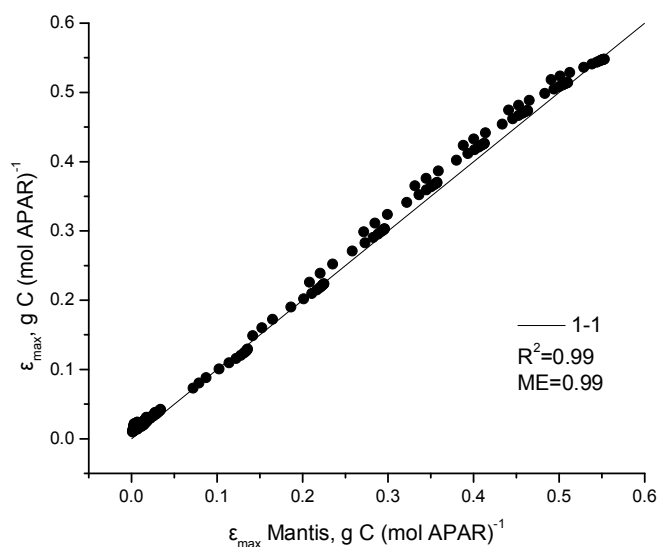
Οι παράμετροι A, B και C της Εξ. 114 υπολογίζονται από τις εξισώσεις 115, 116 και 117 αντίστοιχα

$$A = 0.73 - 0.71 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{29.42}\right) \quad \text{Εξίσωση 115}$$

$$B = 0.028 - 0.63 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{19.97}\right) \quad \text{Εξίσωση 116}$$

$$C = 2.05 + 2.06 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{5.93}\right) \quad \text{Εξίσωση 117}$$

Οι τιμές ε_{\max} που υπολογίζονται από το συνδυασμό των εξισώσεων 114-117 δίνουν πολύ καλή συσχέτιση με τις τιμές ε_{\max} που υπολογίζονται από το Mantis (Σχ. 51), με συντελεστές R^2 και ME ίσους με 0.99. Μέσω των εξισώσεων 114-117 παρέχεται ένας εύκολος υπολογισμού του ε_{\max} μέσω απλών βασικών οικοφυσιολογικών μετρήσεων, το οποίο θα μπορούσε να έχει ευρύτερη εφαρμογή. Το βασικό σημείο της παραπάνω προσέγγισης είναι ότι καλύπτει σε μεγάλο βαθμό την ανάγκη εισαγωγής φυσιολογικής σημασίας στην παράμετρο ε_{\max} .



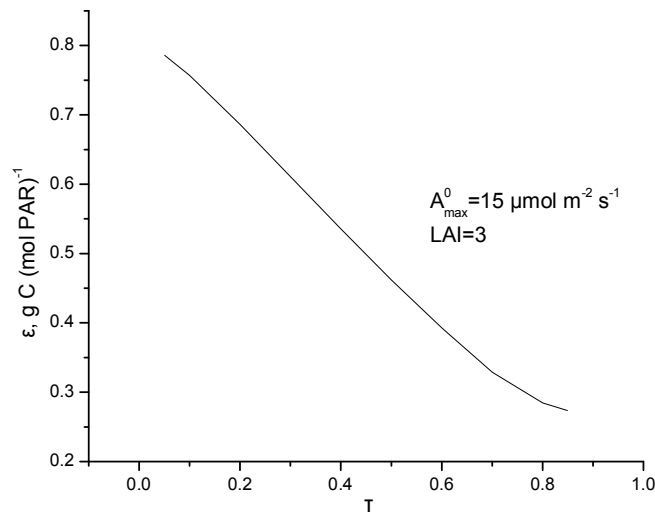
Σχήμα 51. Οι μοντελοποιημένες τιμές ε_{max} από την εξίσωση 114 σε σχέση με τις τιμές ε_{max} που υπολογίζονται μέσω των προσομοιώσεων του Mantis.

Εξάρτηση ε από τ

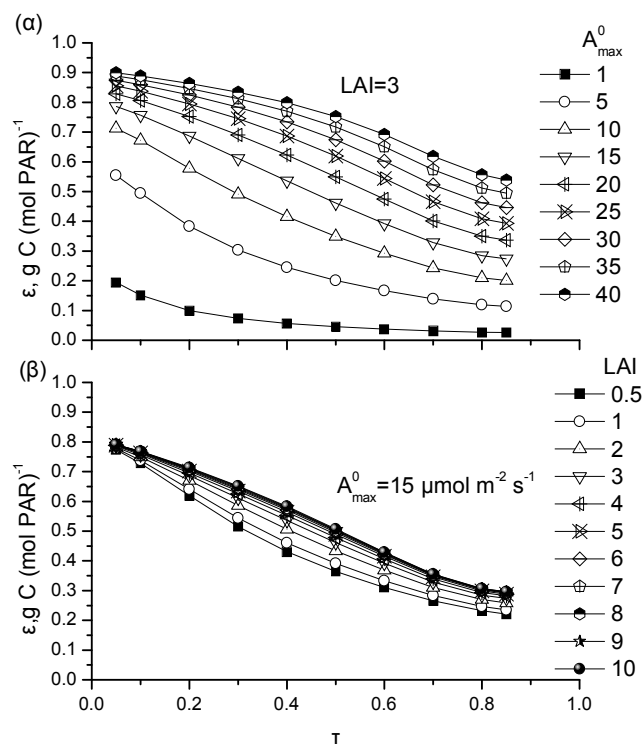
Η παράμετρος τ (atmospheric transmittance), όπως έχει αναφερθεί, υπολογίζεται ως ο λόγος της συνολικής ακτινοβολίας στη διάρκεια μιας ημέρας προς τη δυνητική και είναι ένας δείκτης καθαρότητας της ατμόσφαιρας. Πρακτικά, όσο μικρότερος είναι ο δείκτης τ , τόσο μεγαλύτερο είναι το ποσοστό της διάχυτης ακτινοβολίας επί της συνολικής, άρα θεωρητικά τόσο μεγαλύτερη η ικανότητα του θόλου προς εκμετάλλευση της ακτινοβολίας. Η βιβλιογραφική ενασχόληση με το συγκεκριμένο θέμα είναι μικρή, αν και έχουν γίνει προσπάθειες συσχέτισης του ε με το λόγο της διάχυτης προς τη συνολική ακτινοβολία (Jenkins *et al.* 2007). Η χρήση της παραμέτρου τ επιλέχθηκε στη δική μας περίπτωση αντί για το λόγο της διάχυτης προς τη συνολική, για το λόγο ότι η παράμετρος τ συνδέεται με την συνολική ημερήσια ακτινοβολία, η οποία καταγράφεται πρωτογενώς από μετεωρολογικούς σταθμούς.

Από τις προσομοιώσεις που πραγματοποιήθηκαν βρέθηκαν διαφορετικοί τρόποι εξάρτησης του ε από το τ ανάλογα με τις διαφορετικές τιμές A_{max}^0 και LAI. Κοινό χαρακτηριστικό σε όλες τις περιπτώσεις είναι η έντονη αύξηση του ε για χαμηλές τιμές τ . Μια ενδεικτική καμπύλη εξάρτησης ε - τ για ένα θόλο με $A_{max}^0=15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και LAI=3 παρουσιάζεται στο Σχ. 52, ενώ στο Σχ. 53 παρουσιάζονται όλες οι θεωρητικές

διακυμάνσεις του ϵ σε σχέση με το τ για (α) έναν υποθετικό θόλο με σταθερό LAI=3 και μεταβαλλόμενες τιμές A_{\max}^0 από 1 έως 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και (β) για ένα θόλο με σταθερή τιμή $A_{\max}^0 = 15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και μεταβαλλόμενες τιμές LAI από 0.5 έως 10.



Σχήμα 52. Εξάρτηση του ϵ από το τ για ένα θόλο με $A_{\max}^0 = 15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και LAI=3.



Σχήμα 53. Εξάρτηση του ϵ από το τ για σταθερή τιμή LAI=3 και μεταβαλλόμενες τιμές A_{\max}^0 (α) και σταθερές τιμές $A_{\max}^0 = 15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και μεταβαλλόμενες τιμές LAI (β).

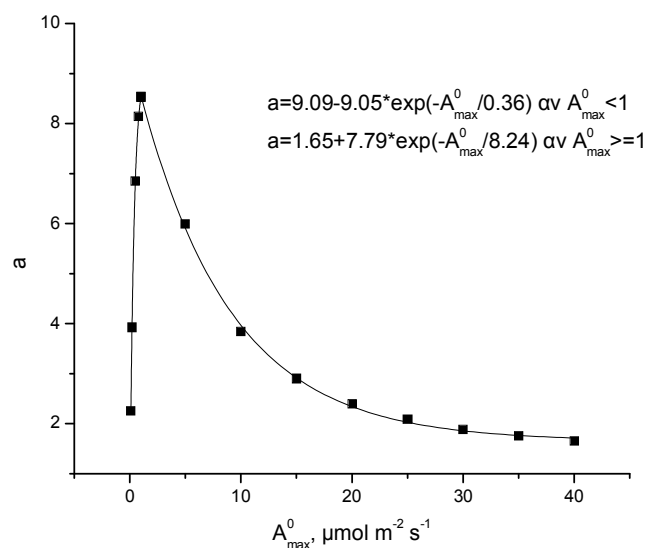
Παρατηρώντας το Σχ. 53, βλέπουμε ότι για μείωση του τ από 0.85 σε 0.05, το ε σχεδόν τριπλασιάζεται. Επίσης, από το Σχ. 53 προκύπτει ότι το εύρος της διακύμανσης του ε είναι πολύ μεγαλύτερο για τις διαφορετικές τιμές A_{\max}^0 (Σχ. 53α), παρά για τις διαφορετικές τιμές LAI (Σχ. 53β). Με βάση τα παραπάνω και για λόγους απλοποίησης, η προσπάθεια για μαθηματική περιγραφή του τρόπου μεταβολής του ε σε σχέση με το τ επικεντρώθηκε στους διάφορους τρόπους μεταβολής για τις διάφορες τιμές του A_{\max}^0 , ενώ οι μεταβολές λόγω LAI δεν λήφθηκαν υπόψη. Μέσω πολλαπλών επαναλαμβανόμενων συσχετίσεων καταλήξαμε στην Εξ. 118, η οποία περιγράφει την μεταβολή του ε λόγω μεταβολής του τ για τις διάφορες τιμές A_{\max}^0 και σύμφωνα με την οποία

$$\varepsilon = \varepsilon_{\max} \cdot \frac{a}{1 + b \cdot \tau + c \cdot \tau^2} \quad \text{Εξίσωση 118}$$

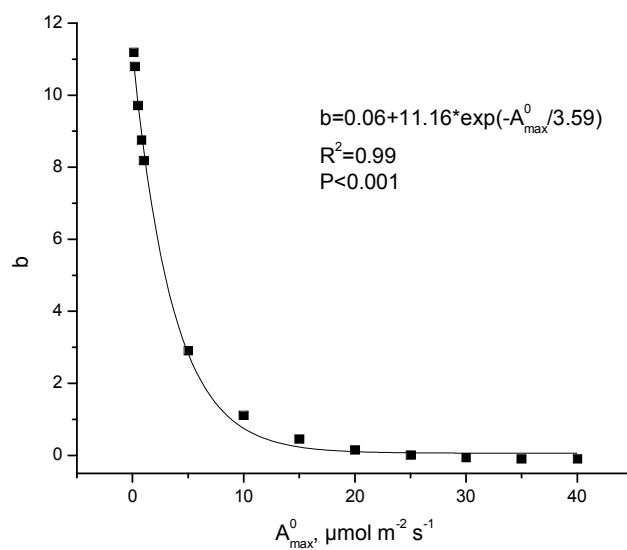
Όπου

a,b,c εμπειρικές παράμετροι που προκύπτουν από τις προσομοιώσεις.

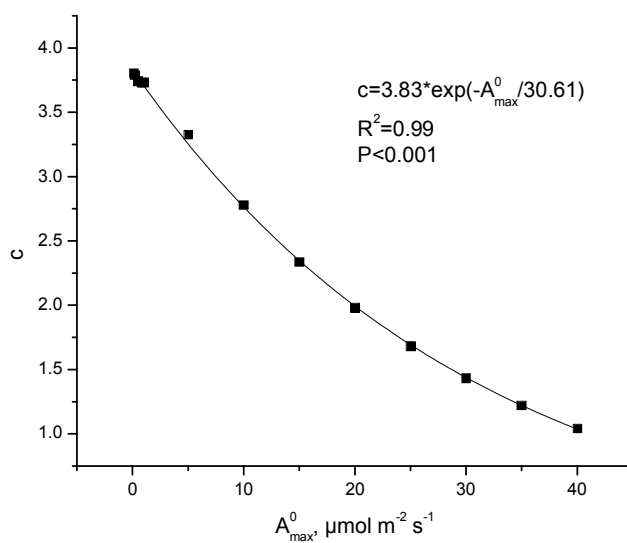
Οι παράμετροι a,b και c της Εξ. 118 βρέθηκε ότι παρουσιάζουν έντονη συσχέτιση με την παράμετρο A_{\max}^0 , όπως παρουσιάζεται στα Σχ. 54-56.



Σχήμα 54. Εξάρτηση της παραμέτρου a της Εξ. 118 από το A_{\max}^0 .



Σχήμα 55. Εξάρτηση της παραμέτρου b της Εξ. 118 από το A_{\max}^0 .



Σχήμα 56. Εξάρτηση της παραμέτρου c της Εξ. 118 από το A_{\max}^0 .

Η εξάρτηση των παραμέτρων a, b και c της Εξ. 117 από το A_{\max}^0 περιγράφεται από τις Εξ. 119-121.

$$a = 9.09 - 9.05 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{0.36}\right) \text{ αν } A_{\max}^0 < 1$$

Εξίσωση 119

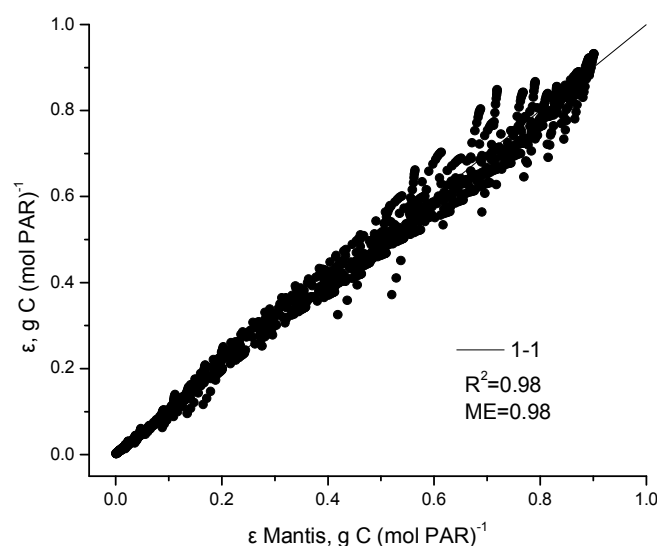
$$a = 1.65 + 7.79 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{8.24}\right) \text{ αν } A_{\max}^0 \geq 1$$

$$b = 0.06 + 11.16 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{3.59}\right)$$

Εξίσωση 120

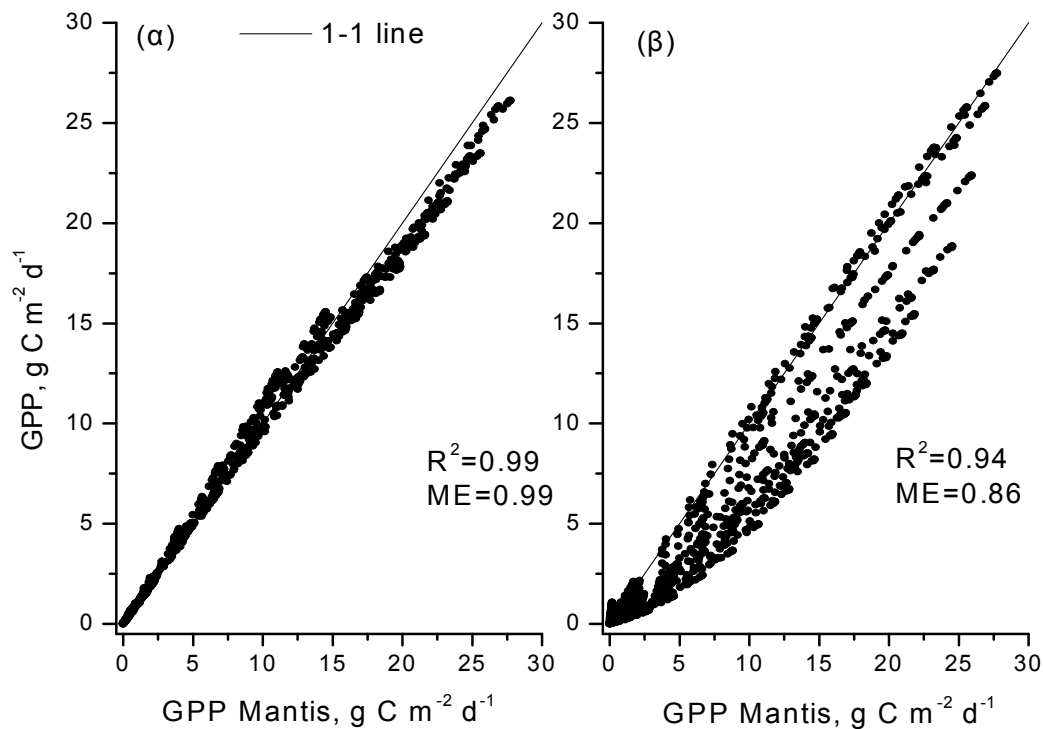
$$c = 3.83 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{30.61}\right)$$

Εξίσωση 121



Σχήμα 57. Μοντελοποιημένες τιμές ϵ που προκύπτουν από την Εξ. 118 σε σχέση με τις τιμές που προκύπτουν από το Mantis.

Οι τιμές του ϵ που υπολογίζονται από την Εξ. 118 σε σχέση με τις τιμές αναφοράς, όπως αυτές υπολογίζονται από το Mantis, παρουσιάζονται στο Σχ. 57 και εμφανίζουν μεταξύ τους πολύ καλή συσχέτιση (ME=0.98). Οι τιμές παραγωγικότητας που υπολογίζονται από τις τιμές ϵ της Εξ. 118 συγκρινόμενες με τα αποτελέσματα του Mantis (Σχ. 58α), οδηγούν επίσης σε πολύ καλή συσχέτιση (ME=0.99). Στην περίπτωση που για τον υπολογισμό της παραγωγικότητας μέσω του μοντέλου LUE δεν ληφθεί υπόψη η επίδραση του τ , αλλά χρησιμοποιηθεί μόνο η Εξ. 114, τα αποτελέσματα του μοντέλου, συγκρινόμενα με αυτά του Mantis, δίνουν σαφώς πιο φτωχά αποτελέσματα (Σχ. 58β), με σαφή υποεκτίμηση των τιμών παραγωγικότητας για τις μέρες με χαμηλό τ .



Σχήμα 58. Σύγκριση των αποτελεσμάτων GPP των προσομοιώσεων του Mantis με τις τιμές που υπολογίζονται από το μοντέλο LUE, χρησιμοποιώντας ως τιμή ε αυτή που υπολογίζεται από την Εξ. 118 (α) και αν δεν ληφθεί υπόψη η μεταβολή του ε λόγω μεταβολών του τ (β), δηλαδή μέσω της Εξ. 114.

Υπολογισμός της παραμέτρου K για τον υπολογισμό του FAPAR

Όπως έχει αναφερθεί, η παράμετρος APAR ισούται με το γινόμενο της PAR επί το ποσοστό της που απορροφάται από το θόλο. Η παράμετρος FAPAR στα μοντέλα LUE υπολογίζεται είτε από απευθείας συσχέτιση με δορυφορικά δεδομένα (Running *et al.* 2004, Yuan *et al.* 2007, Xiao 2004) είτε μέσω συσχέτισης με το δείκτη LAI. Η σχέση ανάμεσα το FAPAR και το LAI περιγράφεται από την εξίσωση (Turner *et al.* 2003)

$$FAPAR = 1 - \exp(-K \cdot LAI)$$

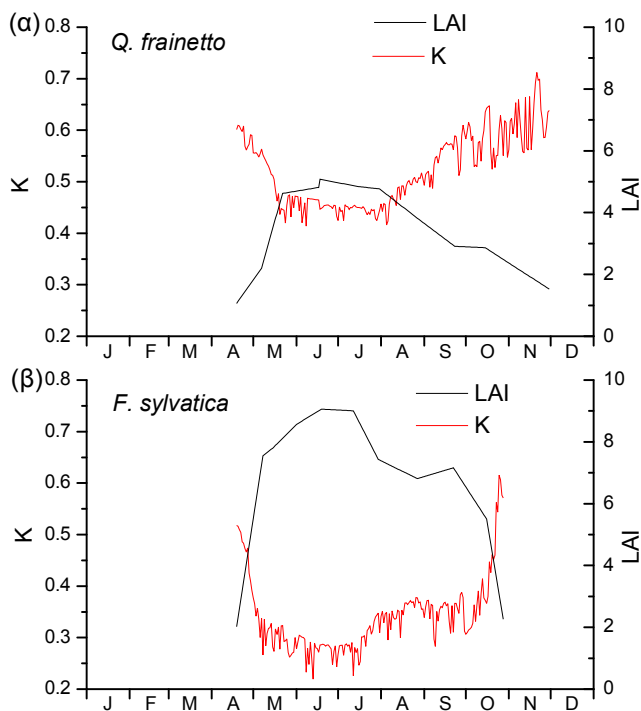
Εξίσωση 122

Σε άλλες περιπτώσεις η εξίσωση 122 πολλαπλασιάζεται με την παράμετρο 0.95, η οποία εκφράζει τη μέγιστη απορρόφηση του θόλου (Ruimy *et al.* 1994)

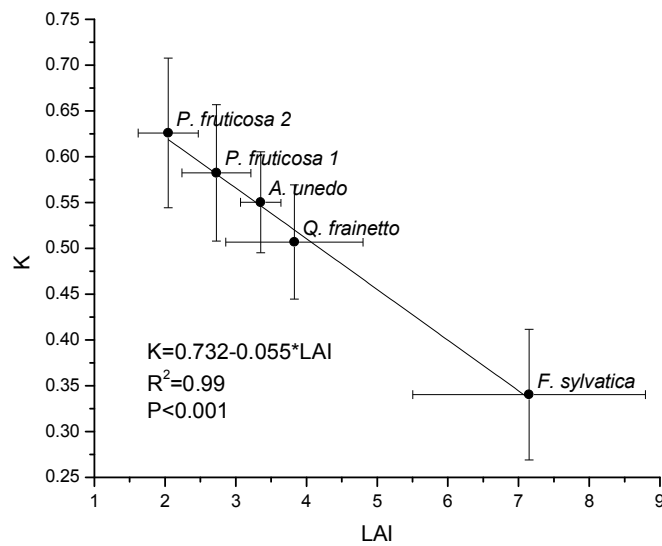
$$FAPAR = 0.95 \cdot (1 - \exp(-K \cdot LAI))$$

Εξίσωση 123

Η παράμετρος K στις παραπάνω εξισώσεις είναι ο συντελεστής απόσβεσης της ακτινοβολίας στο θόλο. Όπως έχει αναφερθεί όμως, κάθε χρονική στιγμή ο θόλος παρουσιάζει δύο συντελεστές απόσβεσης, έναν για την απευθείας ακτινοβολία και ένα για τη διάχυτη και η συνολική απορροφώμενη ακτινοβολία είναι η συνισταμένη των δύο. Κατά κάποιον τρόπο λοιπόν, ο συντελεστής απόσβεσης της συνολικής ακτινοβολίας του θόλου είναι συνισταμένη των δύο συντελεστών. Δεδομένου ότι ο συντελεστής απόσβεσης της απευθείας ακτινοβολίας μεταβάλλεται κατά τη διάρκεια της ημέρας, αφού εξαρτάται από τη γωνία του ηλίου (Εξ. 34), η εξαγωγή ενός συντελεστή απόσβεσης της συνολικής ημερήσιας ακτινοβολίας γίνεται ακόμη πιο πολύπλοκη. Τα μοντέλα LUE κατά κύριο λόγο χρησιμοποιούν για την πραγματοποίηση των προσομοιώσεων ημερήσιο βήμα. Στις περιπτώσεις που για τον υπολογισμό του FAPAR χρησιμοποιούνται οι εξισώσεις 122 ή 123, η παράμετρος K εισάγεται ως σταθερά, με τιμές που κυμαίνονται από 0.4-0.6 (Turner *et al.* 2003), χωρίς περαιτέρω τεκμηρίωση.

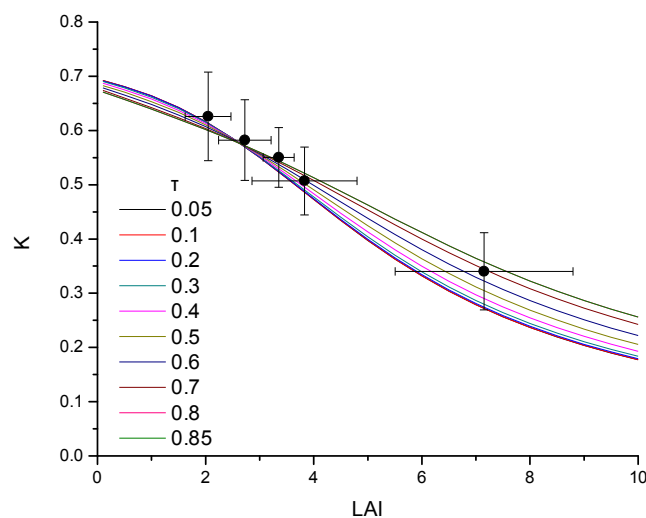


Σχήμα 59. Ετήσια διαμόρφωση της παραμέτρου K για τα δύο φυλλοβόλα είδη.

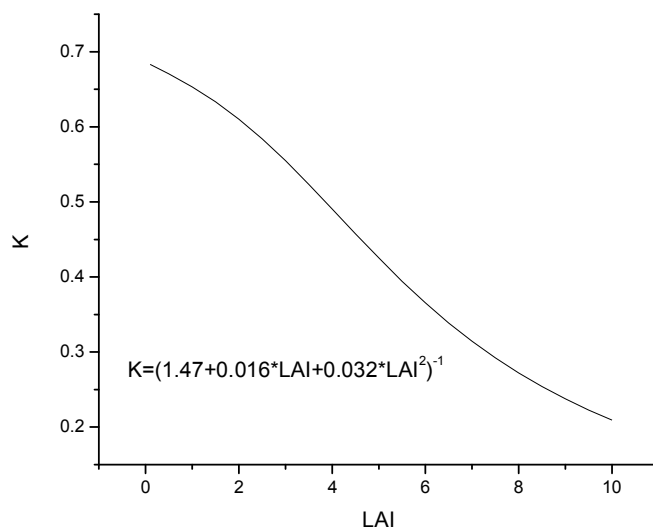


Σχήμα 60. Ο μέσος συντελεστής K θόλου για τα είδη στα οποία πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις σε σχέση με το μέσο LAI των ειδών. Για τα είδη *Q. frainetto* και *F. sylvatica* λήφθηκαν υπόψη μόνο οι τιμές που αντιστοιχούν στην αναπτυξιακή περίοδο.

Για την ακριβή περιγραφή της διακύμανσης της παραμέτρου K με ημερήσιο βήμα, για το οποίο πραγματοποιούνται οι προσομοιώσεις των μοντέλων LUE, η εξίσωση 122 λύθηκε ως προς K για τις τιμές FAPAR που υπολογίζει το Mantis και τις αντίστοιχες μετρημένες τιμές LAI για τα μελετούμενα είδη. Η αδρή διακύμανση του K είναι αντιστρόφως ανάλογη της τιμής του LAI, το οποίο αποτυπώνεται κυρίως στα φυλλοβόλα είδη, όπως φαίνεται στο Σχ. 59, παρατηρείται όμως και μια πιο λεπτομερής διακύμανση, η οποία προφανώς οφείλεται σε άλλες παραμέτρους.



Σχήμα 61. Θεωρητική διακύμανση του συντελεστή K σε σχέση με το LAI για διάφορες τιμές τ . Στο σχήμα τοποθετήθηκαν και οι τιμές του Σχ. 59.



Σχήμα 62. Μέση τιμή των καμπυλών του Σχ. 61.

Ο μέσος ετήσιος συντελεστής K σε σχέση με το μέσο ετήσιο LAI όλων των μελετούμενων ειδών παρουσιάζεται στο Σχ. 60. Παρατηρούμε ότι ο K παρουσιάζει γραμμική μείωση σε σχέση με το LAI και η μεταξύ τους σχέση περιγράφεται από την εξίσωση

$$K = 0.732 - 0.055 \cdot LAI$$

Εξίσωση 124

Με σκοπό την εξαγωγή μιας εξίσωσης ανάλογης της εξίσωσης περιγραφής του ϵ_{max} (Εξ. 118), πραγματοποιήθηκαν επιπλέον θεωρητικές προσομοιώσεις. Ως πιθανή παράμετρος επίδρασης στο K εκτός του LAI θεωρήθηκε η παράμετρος τ , από την οποία εξαρτάται το ποσοστό της διάχυτης ακτινοβολίας επί της συνολικής. Οι προσομοιώσεις πραγματοποιήθηκαν για τιμές LAI που κυμαίνονται από 0.1–10 και τιμές τ από 0.05–0.85. Τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων παρουσιάζονται στο Σχ. 61. Παρατηρούμε ότι η μείωση του K σε σχέση με το LAI είναι μη γραμμική, ενώ η παράμετρος τ ασκεί μικρή επίδραση στο K. Συνεπώς, και για λόγους απλοποίησης, χρησιμοποιήθηκε η μέση τιμή των καμπυλών του Σχ. 61 και πραγματοποιήθηκε προσομοίωση, όπως παρουσιάζεται στο Σχ. 62, μέσω της οποίας καταλήξαμε στην εξίσωση

$$K = \frac{1}{1.47 + 0.016 \cdot LAI + 0.032 \cdot LAI^2}$$

Εξίσωση 125

Η Εξ. 125 αποτελεί μια γενικευμένη εξίσωση υπολογισμού του K του θόλου για όλες τις

πιθανές τιμές LAI για μεγάλο εύρος ειδών και σε συνδυασμό με την Εξ. 118 είναι ικανή για την παραμετροποίηση ενός μοντέλου LUE ημερησίου βήματος, παρέχοντας ταυτόχρονα το θεωρητικό υπόβαθρο που λείπει από τη βιβλιογραφία και εισάγοντας στο μοντέλο LUE αρκετή ενδογενή πληροφορία σχετικά με τους φυσιολογικούς μηχανισμούς. Συνοψίζοντας, το μοντέλο LUE που προέκυψε από τις παραπάνω εξισώσεις περιγράφεται από την Εξ. 126

$$GPP = \varepsilon \cdot (1 - \exp(-K \cdot LAI))$$

Εξίσωση 126

όπου

$$\varepsilon = \left(0.73 - 0.71 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{29.42}\right) \right) \times \left(1 + \left(0.028 - 0.63 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{19.97}\right) \right) \cdot \exp\left(-\frac{LAI}{2.05 + 2.06 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{5.93}\right)}\right) \right) \times \left(\frac{a}{1 + \left(0.06 + 11.16 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{3.59}\right) \right) \cdot \tau + \left(3.83 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{30.61}\right) \right) \tau^2} \right)$$

Εξίσωση 127

$$a = 9.09 - 9.05 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{0.36}\right) \quad \alpha\nu \quad A_{\max}^0 < 1$$

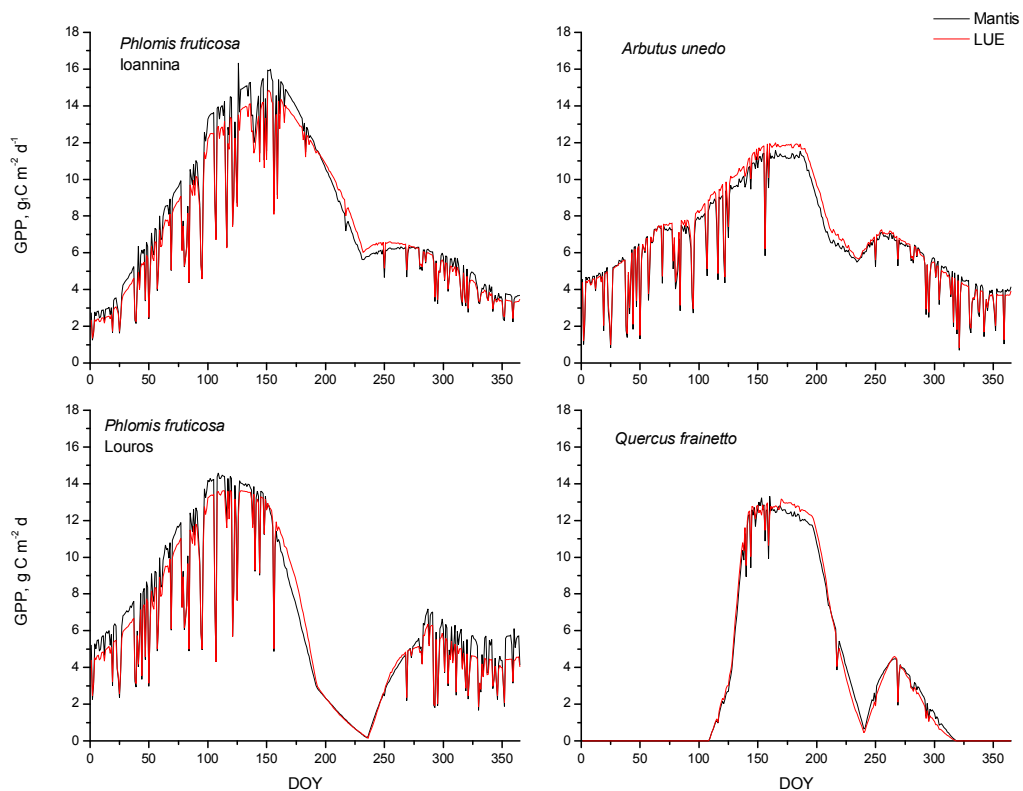
$$a = 1.65 + 7.79 \cdot \exp\left(-\frac{A_{\max}^0}{8.24}\right) \quad \alpha\nu \quad A_{\max}^0 \geq 1$$

Και

$$K = \frac{1}{1.47 + 0.016 \cdot LAI + 0.032 \cdot LAI^2}$$

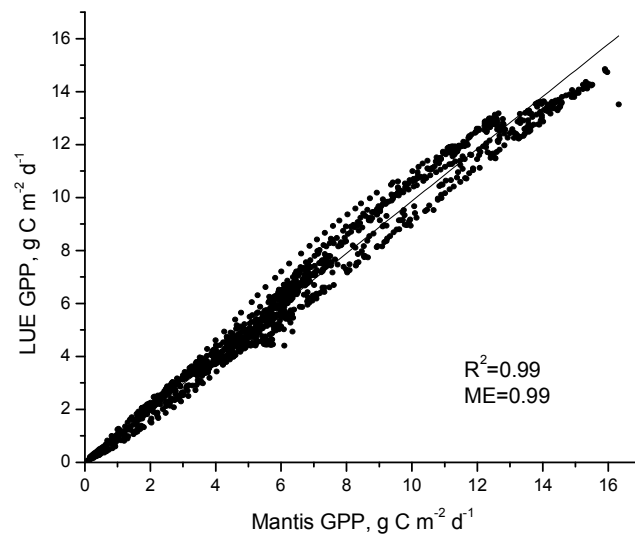
Αποτελέσματα

Με βάση το μοντέλο LUE που αναπτύχθηκε, πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις για όλα τα μελετούμενα είδη για το έτος 2007, με σκοπό τη σύγκριση των αποτελεσμάτων του μοντέλου LUE με τα αποτελέσματα του Mantis (Σχ. 63). Λόγω του ότι η παραμετροποίηση του ϵ έγινε με βάση το A_{\max}^0 , το LAI και το τ και για να είναι καλύτερα συγκρίσιμα τα αποτελέσματα των δυο μοντέλων, οι χρονοσειρές του Mantis αφορούν αποτελέσματα παραγωγικότητας όπως αυτά διαμορφώνονται αν δεν ληφθεί υπόψη η επίδραση της θερμοκρασίας, δηλαδή $f(T)=1$.



Σχήμα 63. Ετήσιες τιμές παραγωγικότητας όπως προκύπτουν από το Mantis (μαύρη γραμμή) και από το μοντέλο LUE (κόκκινη γραμμή) για τις 4 περιοχές μελέτης. Για τα αποτελέσματα του Mantis έχει εξαληφθεί η επίδραση της θερμοκρασίας, ώστε τα δύο μοντέλα να είναι συγκρίσιμα μεταξύ τους.

Παρατηρώντας το Σχ. 63 βλέπουμε ότι τα αποτελέσματα των δύο μοντέλων είναι σε πολύ καλή συμφωνία ($R^2=0.99$, $ME=0.99$, Σχ. 64), με μικρές αποκλίσεις, οι οποίες είναι λογικές, καθώς από τη μια παρουσιάζονται τα αποτελέσματα ενός πολύ λεπτομερούς πολυστρωματικού μοντέλου με βήμα 5λέπτου και από την άλλη ενός πολύ απλού μοντέλου LUE με ημερήσιο βήμα.



Σχήμα 64. Σύγκριση των ημερήσιων τιμών παραγωγικότητας, όπως αυτές προέκυψαν από το Mantis και από το μοντέλο LUE για τα μελετούμενα είδη.

ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Για την επίτευξη του σκοπού της μελέτης, τρία είδη από διαφορετικές λειτουργικές ομάδες με διακριτά ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά, δηλαδή ένα φυλλοβόλο δέντρο, ένας αείφυλλος σκληρόφυλλος και ένας ημι-φυλλοβόλος μαλακόφυλλος θάμνος, επιλέχθηκαν και μελετήθηκαν για τρία χρόνια στο πεδίο.

Το εποχιακό πρότυπο της μεταβολής των οικοφυσιολογικών παραμέτρων ChI, LMA, Ψ και LAI αντανακλά τις ιδιαιτερότητες των λειτουργικών ομάδων στις οποίες ανήκουν.

Σημαντικές διαφορές της τιμής του A_{max} μεταξύ φύλλων φωτός και σκιάς παρατηρήθηκαν και για τα τρία είδη (Σχ. 13). Αυτό είναι αναμενόμενο, αφού η παράμετρος A_{max} σχετίζεται με τον εγκλιματισμό στο φωτεινό ιστορικό (Thornley 2004, Niinemets 2007). Αντίθετα, δεν βρέθηκαν συστηματικές διαφορές μεταξύ των φύλλων φωτών και σκιάς για κανένα από τα τρία είδη όσον αφορά τις παραμέτρους α και θ . Το τελευταίο φαίνεται παράδοξο, αφού καθώς τα φύλλα σκιάς αναπτύσσονται σε συνθήκες χαμηλής ακτινοβολίας την οποία πρέπει να εκμεταλλευτούν αποδοτικότερα, τουλάχιστον η παράμετρος α θα περιμέναμε να είναι μεγαλύτερη σε σχέση με τα φύλλα φωτός. Ωστόσο φαίνεται ότι η διαφοροποίηση φύλλων φωτός και σκιάς εστιάζεται περισσότερο στη διαφοροποίηση στον κορεσμένο ρυθμό φωτοσύνθεσης και στο ρυθμό σκοτεινής αναπνοής (Σχ. 16). Τα φύλλα σκιάς παρουσιάζουν χαμηλότερο ρυθμό αναπνοής από τα φύλλα φωτός, συνεπώς έχουν συνολικά υψηλότερο ρυθμό καθαρής φωτοσύνθεσης σε χαμηλές εντάσεις φωτός, χωρίς αυτό να συνδυάζεται αναγκαστικά με υψηλότερες τιμές α . Επίσης, έχει παρατηρηθεί ότι τα φύλλα που αναπτύσσονται στη σκιά έχουν υψηλότερες τιμές θ από τα φύλλα που αναπτύσσονται στο φως (Ogren 1993), κάτι τέτοιο όμως δεν αποτυπώθηκε σαφώς στην παρούσα μελέτη. Παρόλα αυτά, πέραν της ερμηνείας του φυσιολογικού μηχανισμού, η θεώρηση της χρήσης κοινού α και θ για όλο το θόλο είναι αποδεκτή κατά τη διαδικασία της μοντελοποίησης (Sands 1995, Thornley 2002).

Η ανάπτυξη του μοντέλου φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου που παρουσιάστηκε βασίζεται α) στην απλότητα των απαιτήσεων σε ό,τι αφορά τα δεδομένα εισόδου, β) στην ανάδειξη και διευκρίνιση των βασικών περιβαλλοντικών παραμέτρων και τη λεπτομερή εκτίμηση των επιδράσεών τους στη φωτοσύνθεση και γ) στην ενσωμάτωση των κοινών ή διαφορετικών χαρακτηριστικών/αποκρίσεων των ειδών που ανήκουν σε διαφορετικές λειτουργικές ομάδες με σκοπό την ανάπτυξη ενός μοντέλου ευρύτερης χρήσης. Η ανάπτυξη ενός καθολικού μοντέλου έγινε εφικτή, χωρίς να αγνοηθούν τα ειδοεξαρτώμενα

χαρακτηριστικά. Συνεπώς, η απλότητα στις απαιτήσεις δεδομένων εισόδου στο μοντέλο επιτεύχθηκε με τον καθορισμό και την ποσοτικοποίηση των σχέσεων μεταξύ της φωτοσύνθεσης και εύκολα μετρούμενων οικοφυσιολογικών (Chl, LMA, θερμοκρασία φύλλου και Ψ) και μετεωρολογικών παραμέτρων, που είναι συνηθισμένες παράμετροι μέτρησης σε πειραματικές μελέτες πεδίου.

Το μοντέλο φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου που αναπτύχθηκε στο παραπάνω πλαίσιο δείχνει να προβλέπει καλά το ρυθμό φωτοσύνθεσης όταν εφαρμοστεί σε ένα ανεξάρτητο σετ δεδομένων (Σχ. 39β), με ένα συντελεστή προσδιορισμού που είναι από τους υψηλότερους ανάμεσα σε παρόμοιες μελέτες ($R^2=0.88$, $P<0.001$). Οι Diaz-Espejo *et al.* (2006), σε μια μελέτη του είδους *Olea europaea*, βρήκαν ένα συντελεστή $R^2=0.97$ μεταξύ μετρούμενων και μοντελοποιημένων τιμών φωτοσύνθεσης. Οι Gao *et al.* (2004) σε μια συγκριτική ανάλυση μηχανιστικών και εμπειρικών μοντέλων φωτοσύνθεσης σε 11 είδη, βρήκαν μια μέση τιμή R^2 ίση με 0.66 για τα μηχανιστικά και 0.72 για τα εμπειρικά μοντέλα. Οι Peri *et al.* (2002) σε μια παρόμοια μελέτη με αυτή που παρουσιάστηκε πρότειναν ένα μοντέλο που εξηγεί το 0.80 της διακύμανσης του A_{max} για το είδος *Dactylis glomerata*.

Η αυξημένη ακρίβεια του μοντέλου που παρουσιάστηκε μπορεί να αποδοθεί 1) στην τροποποίηση της non-rectangular hyperbola που περιγράφει τη σχέση A-PAR, 2) στην ενσωμάτωση της επιρροής του δυναμικού του νερού στο A και 3) στην ενσωμάτωση της επιρροής της θερμοκρασίας στη φωτοσύνθεση, όχι μόνο δυναμικά, αλλά και μακροπρόθεσμα (εγκλιματισμός). Τα αποτελέσματα του δυναμικού του νερού και της θερμοκρασίας μπορούν να θεωρηθούν μεγάλης βαρύτητας για τα είδη των μεσογειακών οικοσυστημάτων, όπου οι ισχυρές εποχιακές διαφοροποιήσεις αυτών των παραμέτρων μπορεί να έχουν κυριάρχο ρόλο στην ανάπτυξη και επιβίωση των φυτών.

Όσον αφορά την τροποποίηση της non-rectangular hyperbola που παρουσιάζεται, η παράμετρος A_{max} στην Εξ. 29 αντιστοιχεί στην τιμή A για κορεσμένη τιμή PAR που μετριέται στο πεδίο και μπορεί να εφαρμοστεί απευθείας στο μοντέλο χωρίς περαιτέρω τροποποιήσεις. Μια εκθετική εξίσωση έχει επίσης προταθεί, που είναι αρκετά απλή, η οποία φαίνεται να είναι αρκετά επαρκής και δίνει πιο ρεαλιστικές τιμές A_{max} συγκρινόμενη με την non-rectangular hyperbola (Gomes *et al.* 2006). Ωστόσο, σε αντίθεση με την τροποποιημένη non-rectangular hyperbola, αυτό το μοντέλο δεν περιλαμβάνει την παράμετρο καμπυλότητας θ . Παρόλο που η παράμετρος θ δεν έχει συσχετιστεί με καμιά από τις μελετούμενες παραμέτρους στην παρούσα μελέτη και απλώς έχουν χρησιμοποιηθεί

σταθερές τιμές για κάθε είδος, μπορεί να έχει σημαντικό ρόλο σε άλλα είδη, όπως π.χ. τα είδη υποορόφου ή τα είδη C₄. Όσον αφορά το quantum yield για την αφομοίωση CO₂ (η παράμετρος α της τροποποιημένης non-rectangular hyperbola), δεν βρέθηκε καμιά συσχέτιση με κάποια μετρούμενη φυσιολογική ή περιβαλλοντική παράμετρο, εκτός από μια σημαντική μείωση που συμπίπτει με χαμηλές τιμές δυναμικού του νερού. Αφού το A_{\max} επηρεάζεται επίσης ισχυρά από το δυναμικό του νερού, το α μπορεί να εκτιμηθεί ικανοποιητικά μέσω της σχέσης του με το A_{\max} (Εξ. 104, Σχ. 17).

Όσον αφορά τη σημασία της επίδρασης του δυναμικού του νερού στο A_{\max} , η ανάλυση ευαισθησίας έδειξε ότι το Ψ είναι με διαφορά η πιο σημαντική παράμετρος για όλα τα μελετούμενα είδη. Συνολικά, μια εκθετική σχέση είναι εμφανής μεταξύ του Ψ και του A_{\max} , ενώ για τιμές Ψ μεγαλύτερες του -0.3 MPa δεν υπάρχει κάποια επίδραση του δυναμικού του νερού στο A_{\max} . Παρόμοιες σχέσεις μεταξύ του Ψ και του A_{\max} έχουν προταθεί από τους Angelopoulos *et al.* (1996) για την ελιά, τους Gupta *et al.* (1989) για το είδος *Triticum aestivum*, τους Scarascia-Mugnozza *et al.* (1996) για το είδος *Quercus ilex* και τους Vico and Porporato (2008) για διάφορα είδη, ενώ οι Peri *et al.* (2002) και Flexas *et al.* (1999) βρήκαν πιο έντονη επιρροή για τα είδη *Dactylis glomerata* και *Vitis vinifera* αντίστοιχα. Σε όλες τις περιπτώσεις, εκθετικές, σιγμοειδείς ή γραμμικές (που παίρνουν την τιμή μηδέν σε χαμηλές τιμές Ψ) σχέσεις έχουν χρησιμοποιηθεί, οι οποίες παρουσιάζουν ισχυρότερη επίδραση του δυναμικού του νερού στο A_{\max} σε υψηλές τιμές Ψ και ασθενέστερη σε χαμηλές τιμές Ψ .

Προφανώς, το πρωινό δυναμικό νερού δεν είναι μια παράμετρος εύκολα μετρήσιμη ώστε να χρησιμοποιηθεί σε ένα μοντέλο φωτοσύνθεσης και η βροχόπτωση θα ήταν περισσότερο επιθυμητή σε αυτή την κατεύθυνση. Ωστόσο, όπως φαίνεται στο Σχ. 39α, η χρήση της βροχόπτωσης έχει ως αποτέλεσμα μια πολύ χαμηλότερη ακρίβεια στα αποτελέσματα του μοντέλου συγκριτικά με τη χρήση του δυναμικού του νερού ($R^2=0.70$ και 0.88 αντίστοιχα). Αυτό μπορεί να θεωρηθεί αρκετά λογικό, αφού η υδατική κατάσταση του εδάφους αποτελεί μια περίπλοκη συνισταμένη εισροών (βροχόπτωση) και εκροών (εξατμισοδιαπνοή, απορροή, αποστράγγιση). Επιπρόσθετα, καθώς τα τρία οικοσυστήματα έχουν διαφορετικές ιδιότητες εδάφους και πρότυπα εξατμισοδιαπνοής, η σχέση μεταξύ της βροχόπτωσης και υδατικής κατάστασης του φυτού γίνεται ακόμη πιο περίπλοκη.

Όσον αφορά την επίδραση της θερμοκρασίας στη φωτοσύνθεση, εκτός των απευθείας επιδράσεων της ημερήσιας διακύμανσης της θερμοκρασίας, μακροπρόθεσμες επιδράσεις (εγκλιματισμός) παρατηρήθηκαν και ενσωματώθηκαν στο μοντέλο. Ο εγκλιματισμός

αφορά τη μετατόπιση της βέλτιστης θερμοκρασίας για τη φωτοσύνθεση ως απόκριση στις εποχιακές διακυμάνσεις της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος. Πρέπει να σημειωθεί ότι κάθε είδος παρουσιάζει διαφορετική ικανότητα εγκλιματισμού, με το είδος *Phlomis fruticosa* να μετατοπίζει τη βέλτιστη θερμοκρασία μέχρι 14 °C, το είδος *Arbutus unedo* μέχρι 9.2 °C και το είδος *Quercus frainetto* να παρουσιάζει τυχαίες διακυμάνσεις που δεν σχετίζονται με την εποχιακή θερμοκρασία. Παρόλο που μετατοπίσεις της βέλτιστης θερμοκρασίας μέχρι 10 °C έχουν μετρηθεί στο πεδίο για διάφορα είδη (Battaglia *et al.* 1996, Mooney *et al.* 1978, Lange *et al.* 1974, Slatyer 1977), η μετατόπιση των 14 °C που παρουσιάζει το είδος *Phlomis fruticosa* μπορεί να θεωρηθεί αρκετά υψηλή. Ωστόσο, μπορεί να εξηγηθεί αν ληφθεί υπόψη το πρότυπο του εποχικού διμορφισμού των φύλλων, αφού αρκετές μορφολογικές και φυσιολογικές διαφορές έχουν αναφερθεί για τα χειμερινά και καλοκαιρινά φύλλα του συγκεκριμένου είδους (Kyparissis and Manetas 1993). Όσον αφορά το είδος *Quercus frainetto*, η απουσία ικανότητας εγκλιματισμού μπορεί να θεωρηθεί αρκετά λογική, αφού ως φυλλοβόλο είδος δεν έρχεται αντιμέτωπο με μεγάλο εύρος εποχιακών θερμοκρασιακών διακυμάνσεων, ειδικά με χαμηλές χειμερινές θερμοκρασίες κατά τον αναπτυξιακό του κύκλο (Badger *et al.* 1982). Αξίζει να σημειωθεί ότι, ενώ τα τρία είδη παρουσιάζουν διαφορετική ικανότητα εγκλιματισμού στην εποχιακή θερμοκρασία, μια κοινή εκθετική εξίσωση φαίνεται επαρκής για την ενσωμάτωση του προτύπου εγκλιματισμού στο μοντέλο (Σχ. 23, Εξ. 109).

Από οικοφυσιολογικής άποψης, είναι σημαντικό να τονιστεί ότι η μετατόπιση της βέλτιστης θερμοκρασίας για τη φωτοσύνθεση φαίνεται να εξαρτάται από τη μέση θερμοκρασία διαφορετικών περιόδων πριν τη μέτρηση για τα δύο αείφυλλα είδη που παρουσιάζουν ικανότητα εγκλιματισμού, δηλαδή 10 μέρες για το είδος *Arbutus unedo* και 33 μέρες για το είδος *Phlomis fruticosa* (Σχ. 22α). Σε παρόμοιες μελέτες οι Battaglia *et al.* (1996) έχουν βρει ότι η μετατόπιση της βέλτιστης θερμοκρασίας για το είδος *Eucalyptus globulis* σχετίζεται γραμμικά με τη μέση θερμοκρασία της προηγούμενης εβδομάδας, ενώ οι Medlyn *et al.* (2002) έχουν βρει ότι ο μέγιστος ρυθμός δραστηριότητας της Rubisco και ο δυνητικός ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων συσχετίζονται με τη μέση ελάχιστη ημερήσια θερμοκρασία των 30 ημερών πριν τη μέτρηση. Τέτοιες διαφορές μεταξύ των ειδών μπορεί να είναι ενδείξεις διαφοροποιήσεων στην απόκριση των μηχανισμών εγκλιματισμού τους. Εναλλακτικά, οι μακρές περίοδοι εγκλιματισμού, όπως οι 33 ημέρες για το είδος *Phlomis fruticosa*, μπορεί να χρησιμοποιηθούν από τα φυτά σαν μηχανισμοί ασφαλείας με σκοπό να αντισταθμίσουν μικρής διάρκειας ακραία καιρικά φαινόμενα, τα οποία είναι αρκετά

κοινά στο μεσογειακό περιβάλλον, ειδικά κατά την άνοιξη και το φθινόπωρο. Επιπλέον, ο εγκλιματισμός στη βέλτιστη θερμοκρασία φαίνεται να αφορά περισσότερο τη μείωση του T_c λόγω χαμηλών θερμοκρασιών, παρά την αύξηση του T_c λόγω υψηλών θερμοκρασιών (Σχ. 23), μια επίδραση που έχει επίσης αναφερθεί από τους Battaglia *et al.* (1996). Τελικά, καμιά επίδραση της εποχιακής θερμοκρασίας στο πλάτος (W) της καμπύλης εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία δεν παρατηρήθηκε, σε συμφωνία με άλλες μελέτες (Battaglia *et al.* 1996, Cunningham and Read 2002, June *et al.* 2004).

Επιπρόσθετα με τα παραπάνω, είναι ενδιαφέρον να σημειωθεί ότι η ικανότητα εγκλιματισμού και των δύο ειδών μπορεί να περιγραφεί από τη διάρκεια της ημέρας (Σχ. 22β), όπως έχει προταθεί από τους Lange *et al.* (1974). Ωστόσο, όπως έχει εξηγηθεί παραπάνω, μια κοινή απόκριση ανάμεσα στα είδη θα διατηρούσε το μοντέλο όσο απλό γίνεται και – υπό αυτή τη λογική – η θερμοκρασία παρουσιάζει υψηλότερη συσχέτιση συγκρινόμενη με τη διάρκεια της ημέρας. Επιπλέον, η ενσωμάτωση της θερμοκρασίας αντί για τη διάρκεια της ημέρας παράγει πιο δυναμικές αποκρίσεις, ενώ παρέχει στο μοντέλο τη δυνατότητα να πραγματοποιεί προσομοιώσεις για διαφορετικά σενάρια θερμοκρασιακής μεταβολής, μια δυνατότητα που δεν παρέχεται από τη διάρκεια της ημέρας, η οποία δεν επηρεάζεται από την κλιματική αλλαγή.

Η σχέση της αγωγιμότητας των στομάτων με το ρυθμό φωτοσύνθεσης μπορεί να αποδοθεί με μια σχέση κοινή για όλα τα είδη (Σχ. 24, Εξ. 111), παρόλο που τα είδη μεταξύ τους παρουσιάζουν μεγάλες διαφορές ως προς το εύρος τιμών αγωγιμότητας που εμφανίζουν. Η εισαγωγή της αγωγιμότητας των στομάτων στο μοντέλο είναι σημαντική, αφού ελέγχει τόσο τη διαδικασία της διαπνοής, όσο και τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Στα μηχανιστικά μοντέλα ο έλεγχος της φωτοσύνθεσης είναι άμεσος, αφού για τον υπολογισμό της παραμέτρου C_i είναι απαραίτητος ο υπολογισμός της στοματικής αγωγιμότητας, ενώ στο μοντέλο που αναπτύχθηκε στην παρούσα εργασία ο έλεγχος είναι έμμεσος και γίνεται μέσω της επίδρασης της αγωγιμότητας των στομάτων στη θερμοκρασία του φύλλου. Η διερεύνηση των σχέσεων μεταξύ του ρυθμού φωτοσύνθεσης και αγωγιμότητας είναι ένα αντικείμενο που έχει απασχολήσει αρκετά την έρευνα. Σε παρόμοιες μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί, η καμπύλη συσχέτισης της φωτοσύνθεσης με την αγωγιμότητα έχει παρόμοια μορφή με την καμπύλη που παρουσιάζεται στην παρούσα εργασία (Escalona *et al.* 1999, Flexas *et al.* 2002, Yu *et al.* 2004).

Όσον αφορά την ολοκλήρωση στο θόλο, χρησιμοποιήθηκε ένα τεκμηριωμένο πολυστρωματικό μοντέλο για τον υπολογισμό της κατανομής της ηλιακής ακτινοβολίας

και των φωτοσυνθετικών παραμέτρων μέσα στο θόλο και ένα μοντέλο Two Big Leaf για τον υπολογισμό της θερμοκρασίας των φωτιζόμενων και των σκιαζόμενων μερών του θόλου. Ο θόλος χωρίζεται σε 30 τμήματα και για κάθε τμήμα υπολογίζονται το ποσοστό της φυλλικής επιφάνειας που δέχεται απευθείας ακτινοβολία και της φυλλικής επιφάνειας που σκιάζεται, καθώς και το ποσό της ακτινοβολίας που δέχονται τα αντίστοιχα τμήματα.

Οι εξισώσεις που παρουσιάζονται για τον υπολογισμό της διακύμανσης της ακτινοβολίας και της θερμοκρασίας στο θόλο είναι αρκετές στον αριθμό και φαίνονται αρκετά πολύπλοκες, ωστόσο αυτή η πολυπλοκότητα είναι ενσωματωμένη στην κατασκευή του μοντέλου και δεν συνεπάγεται υψηλές απαιτήσεις παραμετροποίησης. Τα δεδομένα εισόδου που απαιτούνται αφορούν μόνο το LAI του θόλου, το συντελεστή χ , την PAR και τη θερμοκρασία του αέρα και όλοι οι υπολογισμοί στη συνέχεια γίνονται αυτόματα, δίνοντας τη δυνατότητα στο χρήστη να εξάγει τα αποτελέσματα που επιθυμεί, χωρίς να είναι προαπαιτούμενη η αναλυτική γνώση πάνω στις επιμέρους διεργασίες.

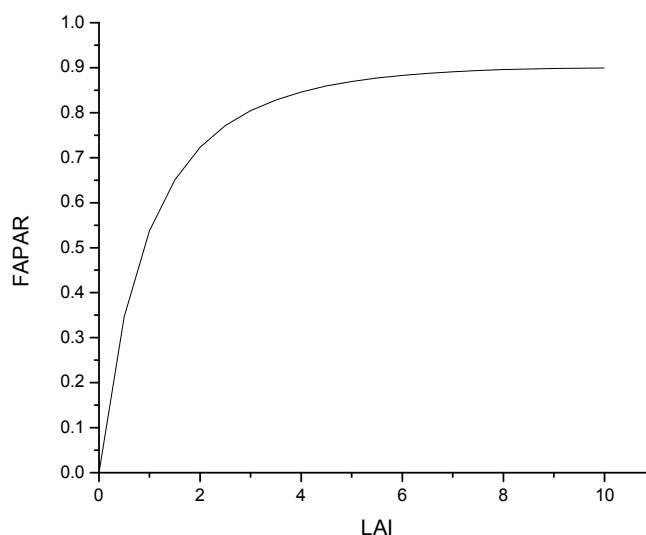
Ο εγκλιματισμός των φωτοσυνθετικών παραμέτρων στο θόλο αφορά τη μεταβολή κυρίως της παραμέτρου A_{max} και σχετίζεται με το φωτεινό ιστορικό ανάπτυξης των φύλλων στο θόλο (Thornley 2004). Η όλη διαδικασία ωστόσο είναι αρκετά πολύπλοκη και σε αυτή συμμετέχουν πολλές μεταβλητές, πέραν του φωτεινού ιστορικού (Warren and Adams 2001, Frak 2002, Niinemets 2007). Σε μελέτες μοντελοποίησης, η αποτύπωση του εγκλιματισμού πραγματοποιείται είτε μέσω της εκθετικής μείωσης της συγκέντρωσης του αζώτου στο θόλο, η οποία συνδέεται με την παράμετρο A_{max} (De Pury and Farquhar 1997), είτε μέσω της προσέγγισης που χρησιμοποιείται στη συγκεκριμένη μελέτη, δηλαδή της χρήσης εμπειρικής μείωσης του A_{max} (Thornley 2002). Ωστόσο, ο συντελεστής $K_{A_{max}}$ δεν έχει τεκμηριωθεί και η τιμή που χρησιμοποιείται είναι αυτή του συντελεστή μείωσης της ακτινοβολίας (Thornley 2002) παρόλο που η προσέγγιση αυτή έχει αναγνωριστεί ότι υποεκτιμά τελικά κατά πολύ το A_{max} των φύλλων σκιάς. Στην παρούσα μελέτη, για κάθε τμήμα του θόλου υπολογίζεται το A_{max} με βάση το A_{max} των φύλλων της εξωτερικής κόμης (A_{max}^0) και μια εξίσωση εκθετικής μείωσης του μέσα στο θόλο (Εξ. 92). Ο συντελεστής εκθετικής μείωσης του A_{max} ($K_{A_{max}}$) βρέθηκε να διαφέρει αρκετά τόσο ανάμεσα στα είδη, όσο και στη διάρκεια της περιόδου μελέτης, ωστόσο δεν ήταν δυνατή η συσχέτισή του με κάποια περιβαλλοντική ή φυσιολογική παράμετρο. Παρόλα αυτά, μέσω δοκιμών, βρέθηκε ότι η θεώρηση ότι το $K_{A_{max}}$ ισούται με 0.1 είναι ικανοποιητική για τον υπολογισμό της τιμής A_{max} των φύλλων σκιάς για όλα τα μελετούμενα είδη. Σε αυτή την κατεύθυνση θα μπορούσαν μελλοντικά να πραγματοποιηθούν περαιτέρω λεπτομερείς μετρήσεις του

τρόπου κατανομής των φωτοσυνθετικών παραμέτρων στο θόλο, και κυρίως της παραμέτρου A_{\max} , ώστε να αποτυπωθεί πλήρως το πρότυπο μεταβολής των παραμέτρων στο θόλο για κάθε είδος.

Το μοντέλο στην τελική του μορφή μπορεί να αποτυπώνει τις ροές των μελετούμενων ειδών για τα χρονικά διαστήματα που ορίζει ο χρήστης. Σαν προκαθορισμένη μορφή οι προσομοιώσεις πραγματοποιούνται με βήμα 5 λεπτών και ολοκληρώνονται στη διάρκεια της ημέρας. Ενδεικτικά πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις για όλα τα μελετούμενα είδη στη διάρκεια ενός έτους (2007). Το εποχιακό πρότυπο μεταβολής των οικοφυσιολογικών και περιβαλλοντικών παραμέτρων για κάθε είδος και περιοχή μελέτης αποτυπώνεται και στα αποτελέσματα των προσομοιώσεων. Για όλα τα είδη η ετήσια καμπύλη της παραγωγικότητας είναι μια συνισταμένη της μεταβολής των τιμών του A_{\max}^0 , του PAR_d και του LAI. Τα είδη *Arbutus unedo* και *Phlomis fruticosa* στην περιοχή των Ιωαννίνων παρουσιάζουν μια ομαλή κατανομή των τιμών παραγωγικότητας στη διάρκεια του έτους, δηλαδή χαμηλές τιμές κατά τη χειμερινή περίοδο και υψηλές κατά την εαρινή – θερινή. Το είδος *Phlomis fruticosa* στην περιοχή του Λούρου εμφανίζει παρόμοιο πρότυπο, αλλά χαρακτηρίζεται από επιπλέον έντονη μείωση των τιμών παραγωγικότητας κατά την θερινή περίοδο, η οποία συμπίπτει με τη χαμηλή τιμή του A_{\max}^0 λόγω έντονης υδατικής καταπόνησης. Τέλος, για το είδος *Quercus frainetto* αποτυπώνεται σαφώς το πρότυπο του φυλλοβόλου, με έντονη αύξηση των παραμέτρων LAI, A_{\max}^0 και GPP κατά τη διάρκεια έκπτυξης των φύλλων, σταθεροποίηση κατά την καλοκαιρινή περίοδο και πτώση των τιμών κατά την περίοδο πτώσης των φύλλων.

Όσον αφορά τις απόλυτες τιμές παραγωγικότητας, παρατηρούμε ότι το είδος *Phlomis fruticosa* εμφανίζει την υψηλότερη ετήσια παραγωγικότητα απ' όλα τα είδη. Το γεγονός ότι ένας ημιφυλλοβόλος θάμνος, παρουσιάζει υψηλότερες τιμές ετήσιας παραγωγικότητας από τα άλλα είδη (Σχ. 32) φαίνεται παράδοξο. Ωστόσο, το είδος αυτό αφενός παρουσιάζει τις υψηλότερες τιμές A_{\max} με αρκετή διαφορά από τα άλλα είδη και αφετέρου έχει αναπτυξιακή περίοδο καθ' όλη τη διάρκεια του έτους. Με αφορμή το παραπάνω και με σκοπό να εκτιμηθεί η σχετική επίδραση κάθε παραμέτρου εισόδου στο μοντέλο στο τελικό αποτέλεσμα της παραγωγικότητας, πραγματοποιήθηκε ανάλυση πολλαπλής παλινδρόμησης ανάμεσα στο GPP και στις παραμέτρους A_{\max}^0 , ημερήσιο PAR, μέση ημερήσια θερμοκρασία, LAI και μέση ημερήσια σχετική υγρασία. Από όλες τις παραμέτρους το A_{\max}^0 παρουσίασε τη μεγαλύτερη t-value από τις άλλες παραμέτρους, που

σημαίνει ότι είναι η παράμετρος που επηρεάζει περισσότερο από όλες το τελικό αποτέλεσμα της παραγωγικότητας, ενώ ακολουθούν οι παράμετροι PAR_d και LAI (Πίνακας 7). Η σημαντική επίδραση του LAI στον υπολογισμό της παραγωγικότητας είναι λογική, αφού είναι η παράμετρος που ελέγχει το ποσοστό ακτινοβολίας που απορροφάται από το θόλο (FAPAR). Ωστόσο, λόγω της φύσης αυτής της σχέσης, η επίδραση του LAI στο FAPAR είναι εντονότερη για μικρές τιμές LAI, ενώ για τιμές LAI μεγαλύτερες του 3 επέρχεται κορεσμός και συνεπώς το LAI δεν ασκεί περαιτέρω επίδραση στην τιμή του FAPAR (Σχ. 65), άρα μειώνεται και η σχετική επίδρασή του στα αποτελέσματα της παραγωγικότητας.

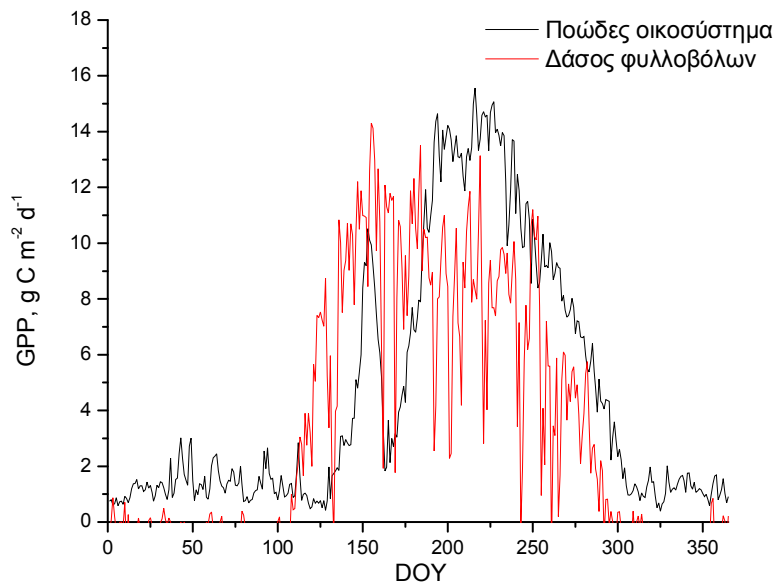


Σχήμα 65. Τυπική καμπύλη εξάρτησης του FAPAR από το LAI.

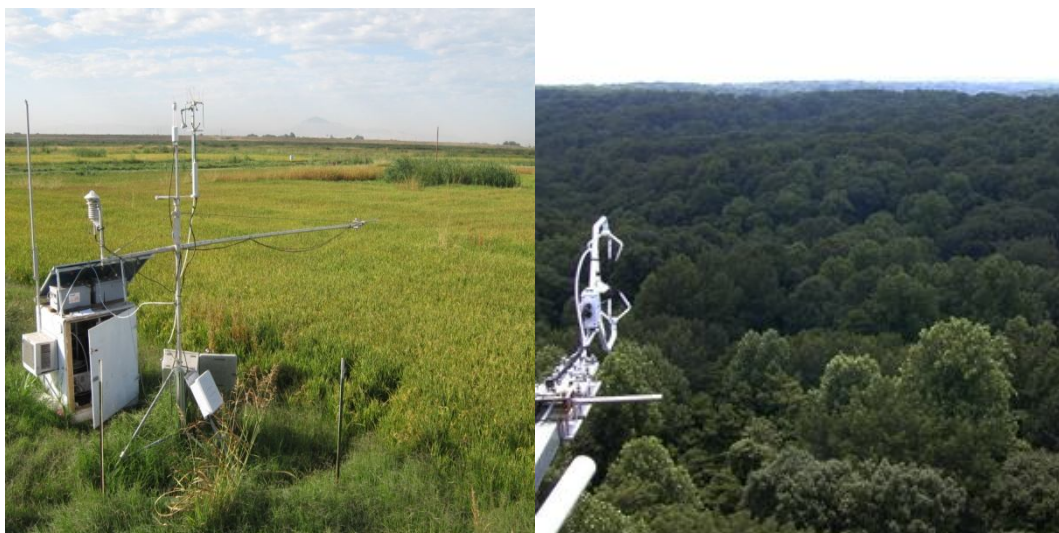
Η σχετική επίδραση των παραμέτρων στην παραγωγικότητα σχετίζεται και με το διάστημα αναφοράς, καθώς και το κατά πόσο η βλάστηση έχει καθορισμένες ή όχι μορφές. Για παράδειγμα, σε μια ανάλυση που έγινε για ένα οικοσύστημα *Acer saccharum* με καθορισμένη μέγιστη τιμή LUE και τιμές LAI από 4-10, για τις οποίες η τιμή FAPAR είναι πρακτικά κορεσμένη, βρέθηκε ότι η σημαντικότερη παράμετρος που επηρεάζει το GPP είναι το συνολικό PAR (Raulier *et al.* 2000). Επίσης έχει δειχθεί ότι κατά τη διάρκεια μικρών περιόδων, η σημαντικότερη παράμετρος που επηρεάζει το GPP είναι η ακτινοβολία (Medlyn *et al.* 2003). Το τελευταίο μπορεί να φανεί και από τα αποτελέσματα ροής του GPP για τα μελετούμενα είδη (Σχ. 28-31), όταν αναφερόμαστε σε διαστήματα

κατά τα οποία οι παράμετροι A_{\max} και LAI παραμένουν πρακτικά αμετάβλητα (π.χ. για ένα διάστημα 5 ημερών), κατά το οποίο όμως μπορούν να παρατηρηθούν μεγάλες διακυμάνσεις της ημερήσιας παραγωγικότητας λόγω διακυμάνσεων της τιμής της ημερήσιας ακτινοβολίας.

Συνεπώς, η αρχική διατύπωση ότι το A_{\max} είναι η σημαντικότερη παράμετρος στον υπολογισμό της παραγωγικότητας σε επίπεδο φύλλου θα μπορούσε να συμπληρωθεί με την παρατήρηση ότι είναι η σημαντικότερη παράμετρος στον υπολογισμό της παραγωγικότητας όλου του θόλου και υπό αυτή την έννοια το είδος *Phlomis fruticosa* δεν είναι παράλογο να εμφανίζει τις υψηλότερες τιμές GPP.



Σχήμα 66. Ετήσια διακύμανση της πρωτογενούς παραγωγικότητας για δύο οικοσυστήματα του δικτύου Ameriflux, ενός μικτού δάσους φυλλοβόλων (κόκκινη γραμμή) και μιας πόας (μαύρη γραμμή).



Εικόνα 9. Πύργοι eddy του δικτύου AmeriFlux σε δύο οικοσυστήματα με διαφορετικό πρότυπο βλάστησης, ένα που αποτελείται από μια πόα (αριστερά) και ένα μικτό δάσος φυλλοβόλων (δεξιά). Χαρακτηριστικό είναι ότι στο ποώδες οικοσύστημα δεν χρειάστηκε να στηθεί ψηλός πύργος, αλλά μια απλή βάση στήριξης των οργάνων, ενώ στο δάσος φυλλοβόλων ο πύργος υψώνεται στα 27 m από το έδαφος.

Το γεγονός ότι το μέγεθος του θόλου από μόνο δεν συνεπάγεται κατ' ανάγκη υψηλή παραγωγικότητα αποτυπώνεται και από μετρήσεις που προέρχονται από δεδομένα πύργων eddy του δικτύου AmeriFlux (<http://ameriflux.ornl.gov/>). Στο Σχ. 66 παρουσιάζονται μετρήσεις GPP στη διάρκεια ενός έτους από δύο περιοχές με διαφορετικό πρότυπο βλάστησης, έναν οικοσύστημα που αποτελείται από μια πόα (*Achnatherum capense*) και ένα μικτό δάσος φυλλοβόλων, που αποτελείται από τα είδη *Acer saccharum*, *Liriodendron tulipifera*, *Sassafras albidum*, *Quercus alba* και *Quercus nigra*. Παρατηρούμε ότι το ποώδες οικοσύστημα παρουσιάζει υψηλότερες τιμές παραγωγικότητας από το δάσος φυλλοβόλων, τόσο όσον αφορά την μέγιστη ετήσια τιμή, όσο και τη συνολική παραγωγικότητα στη διάρκεια του έτους, παρόλο που οι διαφορές στη δομή και το μέγεθος του θόλου είναι τεράστιες (Εικ. 9).

Ένα επίσης ενδιαφέρον αποτέλεσμα είναι ότι η θερμοκρασία έχει πολύ μικρή άμεση επίδραση στον υπολογισμό της παραγωγικότητας σε επίπεδο θόλου σε ημερήσια βάση. Παρόλο που το αποτέλεσμα αυτό φαίνεται αντιφατικό, δεδομένης της σημαντικής επίδρασης της θερμοκρασίας στο ρυθμό φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου, μπορεί να εξηγηθεί μέσω της άμβλυνσης των φαινομένων κατά την κλιμάκωση στο χώρο και στο χρόνο. Αφενός η μέση θερμοκρασία της ημέρας δεν είναι πάντα ενδεικτική των ημερήσιων

ακραίων τιμών της και αφετέρου η επίδρασή της αφορά τον κορεσμένο ρυθμό φωτοσύνθεσης, συνεπώς σε ένα θόλο που σημαντικό τμήμα των φύλλων του σκιάζεται κατά τη διάρκεια της ημέρας, ο βαθμός επίδρασής της συνολικά στο θόλο να μειώνεται. Τα αποτελέσματα αυτά είναι σε συμφωνία με μια ανάλογη μελέτη επίδρασης της θερμοκρασίας στο GPP (Raulier *et al.* 2000), η οποία όμως αναφερόταν σε μηνιαίες τιμές των παραμέτρων. Σύμφωνα με τη μελέτη αυτή, η θερμοκρασία παρουσιάζει ελάχιστη επίδραση στη συνολική παραγωγικότητα ενός οικοσυστήματος *Acer saccharum* και η αιτιολόγηση που δόθηκε είναι παρόμοια με αυτή που αναπτύχθηκε στην παρούσα εργασία. Το γεγονός ότι η επίδραση της θερμοκρασίας, η οποία είναι σημαντική για τον υπολογισμό της φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου, ατονεί κατά την κλιμάκωση στο θόλο, ενισχύει προτάσεις που έχουν διατυπωθεί, όπως «αρκετά περισσότερες λεπτομέρειες είναι διαθέσιμες πάνω στη φυσιολογία της φωτοσύνθεσης, από όσες χρειάζονται για τον υπολογισμό της φωτοσύνθεσης σε επίπεδο θόλου» (Kull 2002) και «τα φαινόμενα που εμπλέκονται στη φωτοσύνθεση σε επίπεδο φύλλου χάνονται σε ευρύτερες χωρικές και/ή χρονικές κλίμακες» (Song and Woodcock 2003).

Όσον αφορά την επαλήθευση του μοντέλου σε επίπεδο θόλου, αυτή δεν ήταν άμεσα δυνατή, λόγω έλλειψης δεδομένων αναφοράς από κάποιον πύργο eddy, δεδομένου ότι αυτός είναι ο μοναδικός τρόπος μέτρησης ροών σε επίπεδο θόλου. Για να παρακαμφθεί αυτή η έλλειψη, χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα από ένα πύργο eddy στην περιοχή Collelongo, Ιταλία, ο οποίος πραγματοποιούσε μετρήσεις για το είδος *Fagus sylvatica*. Τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων είναι αρκετά ικανοποιητικά όσον αφορά τον υπολογισμό της πρωτογενούς παραγωγικότητας ($R^2=0.84$, $ME=0.80$, Σχ. 43), αλλά φαίνεται να υποεκτιμούν το ρυθμό διαπνοής (Σχ. 44), γεγονός που μπορεί εν μέρει να αποδοθεί στο ότι οι τιμές του πύργου αφορούν τη συνολική εξατμισοδιαπνοή του οικοσυστήματος, ενώ οι τιμές του Mantis τη διαπνοή του θόλου. Παρόλα αυτά, καμία από τις παραπάνω συσχετίσεις δεν είναι απόλυτη, αφού η υβριδική προσέγγιση της χρήσης οικοφυσιολογικών δεδομένων από ένα οικοσύστημα και μετεωρολογικών από ένα άλλο σίγουρα δεν αποτελεί την πιο ενδεδειγμένη μέθοδο. Ωστόσο, ακόμη και με πλάγιο τρόπο, καταδεικνύεται η επάρκεια του μοντέλου τουλάχιστον ως προς την τάξη μεγέθους των αποτελεσμάτων του, καθώς επίσης και η ικανοποιητική ικανότητα περιγραφής των αναπτυξιακών προτύπων (έκπτυξη – πτώση φύλλων). Τέλος, πέρα των διαφορών που μπορεί να οφείλονται σε διαφοροποίηση οικοφυσιολογικών προτύπων, η οποία δεν μπορεί να ελεγχθεί, οι διαφοροποιήσεις που οφείλονται σε μετεωρολογικές παραμέτρους, όπως οι

μειώσεις της ημερήσιας παραγωγικότητας λόγω χαμηλής ημερήσιας ακτινοβολίας, αποτυπώνονται ικανοποιητικά. Συγκριτικά με τα δεδομένα GPP του MODIS για τις αντίστοιχες χρονικές περιόδους στις περιοχές μελέτης, οι διαφορές είναι πολύ μεγάλες και τα αποτελέσματα είναι πρακτικά μη συγκρίσιμα. Ωστόσο, το προϊόν GPP του MODIS δεν αποτελεί καλή πηγή αναφοράς, δεδομένου ότι τα αποτελέσματά του έχουν αναγνωριστεί να υποεκτιμούν το ρυθμό παραγωγικότητας (Turner 2003).

Το μοντέλο, εκτός από την χρήση του για την κλιμάκωση των μετρήσεων από το φύλλο στο θόλο, μπορεί να χρησιμοποιηθεί και σαν εργαλείο για θεωρητική ανάλυση και για την εξέταση διαφόρων σεναρίων. Παράδειγμα ενός σεναρίου προς εξέταση είναι ο τρόπος που η μεταβολή μιας παραμέτρου μπορεί να μεταβάλλει το συνολικό ρυθμό παραγωγικότητας (Σχ. 35). Σε αυτήν την κατεύθυνση πραγματοποιήθηκε μια προσπάθεια διερεύνησης των φυσιολογικών μηχανισμών ενός μοντέλου LUE, η οποία εστιάστηκε στην ακριβή εκτίμηση της παραμέτρου ε_{\max} από τις παραμέτρους A_{\max}^0 και LAI, δεδομένου ότι αυτές είναι οι σημαντικότερες οικοφυσιολογικές παράμετροι από τις οποίες εξαρτάται η πρωτογενής παραγωγικότητα. Μέσω της ανάλυσης που πραγματοποιήθηκε καταλήξαμε σε μια εξίσωση η οποία υπολογίζει την παράμετρο ε_{\max} από το A_{\max}^0 και το LAI (Εξ. 114), με πολύ μεγάλη ακρίβεια. Η ανάλυση αυτή είναι σημαντική, δεδομένου ότι τα μοντέλα LUE έχουν χρησιμοποιηθεί εκτενώς και συνεχίζουν να χρησιμοποιούνται, αφού είναι εύκολα στην παραμετροποίησή τους, η οποία γίνεται κυρίως μέσω δεδομένων δορυφορικών εικόνων, παρόλα αυτά η παράμετρος ε_{\max} είτε εισάγεται ως σταθερά ανεξαρτήτως τύπου βλάστησης (Veroustraete *et al.* 2002), είτε ως μια καθορισμένη τιμή ανάλογα με τον τύπο του οικοσυστήματος (Running *et al.* 1999). Δυστυχώς, λόγω του γεγονότος ότι τα μοντέλα LUE αποτελούν κυρίως εργαλείο στον τομέα της τηλεπισκόπησης και όχι της οικοφυσιολογικής έρευνας, υπάρχει μεγάλο κενό στην διαδικασία παραμετροποίησής τους, το οποίο εν μέρει μπορεί να γεφυρωθεί από αναλύσεις παρόμοιες με αυτή που παρουσιάστηκε.

Σε συνέχεια της παραπάνω ανάλυσης, πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις με σκοπό την εκτίμηση της επίδρασης του τ στη συνολική παραγωγικότητα του θόλου. Η παράμετρος τ αποτελεί ένα δείκτη της ποσόστωσης της διάχυτης ακτινοβολίας επί της συνολικής. Παρόλο που η ικανότητα του θόλου για καλύτερη εκμετάλλευση της διάχυτης ακτινοβολίας έχει αναγνωριστεί (Roderick *et al.* 2001, Gu 2002, Jenkins *et al.* 2007), στα μοντέλα LUE δεν έχει εισαχθεί σαν μεταβλητή. Μέσω της ανάλυσης που

πραγματοποιήθηκε αφενός καταδείχθηκε η ανάγκη εισαγωγής της παραμέτρου αυτής, αφετέρου καταλήξαμε σε μια εξίσωση περιγραφής του τρόπου μεταβολής της παραμέτρου ε για τις διάφορες τιμές του τ (Εξ. 118). Η σημασία εισαγωγής αυτής της μεταβλητής είναι μεγάλη, αφού ανάλογα με τα χαρακτηριστικά ενός φυτού, ο θόλος του για μια πλήρως συννεφιασμένη ημέρα, μπορεί να παρουσιάζει μέχρι και εξαπλάσια ικανότητα εκμετάλλευσης της ακτινοβολίας σε σχέση με μια καθαρή ημέρα. Σε μια παρόμοια μελέτη για ένα μικτό δάσος φυλλοβόλων – κωνοφόρων, βρέθηκε ότι η αύξηση του λόγου της διάχυτης ακτινοβολίας προς τη συνολική, ενός δείκτη δηλαδή παρόμοιου με τον τ , οδηγεί μέχρι και σε πενταπλάσιες στιγμιαίες τιμές ε (Jenkins *et al.* 2007).

Η εισαγωγή της εξίσωσης υπολογισμού του ε από το A_{\max}^0 , το LAI και τις ατμοσφαιρικές συνθήκες (Εξ. 118), ουσιαστικά ενσωματώνει τη λεπτομέρεια ενός πολυστρωματικού μοντέλου (Mantis) σε ένα απλό μοντέλο LUE και καθιστά ικανή της παραμετροποίησή του για μεγάλο εύρος ειδών, αυξάνοντας τόσο την τεκμηρίωσή του όσο και την αποτελεσματικότητά του.

Σε συνέχεια του παραπάνω, πραγματοποιήθηκαν επιπλέον προσομοιώσεις με σκοπό την περιγραφή και τεκμηρίωση του υπολογισμού της παραμέτρου K του θόλου. Η παράμετρος K είναι απαραίτητη για τον υπολογισμό του FAPAR, ωστόσο η χρήση της στα μοντέλα LUE δεν τεκμηριώνεται ποτέ, αλλά χρησιμοποιούνται σταθερές τιμές (Turner *et al.* 2003). Τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων δείχνουν ότι το K του θόλου παρουσιάζει μια αντίστροφη σχέση με το LAI, η οποία αποδόθηκε μαθηματικά μέσω της Εξ. 125.

Να σημειωθεί ότι κατά τους παραπάνω χειρισμούς, δηλαδή τον υπολογισμό του ε με βάση το A_{\max} , LAI και τ και τον υπολογισμό του K με βάση το LAI, οι προσομοιώσεις πραγματοποιήθηκαν με την παραδοχή ότι το x του θόλου ισούται με 1, η οποία όμως παραδοχή είναι ικανή για την κάλυψη μεγάλου εύρους ειδών (Campbell and Norman 1998). Τελικό αποτέλεσμα των χειρισμών είναι η πλήρης παραμετροποίηση και τεκμηρίωση ενός μοντέλου LUE, για το οποίο η παραμετροποίηση δεν είναι εμπειρική ή ατεκμηρίωτη, αλλά βασίζεται σε παραμέτρους που έχουν φυσιολογική σημασία και επιπλέον εσωκλείει σε απλές εξισώσεις ημερησίου βήματος όλη τη λεπτομέρεια ενός πολυστρωματικού μοντέλου με βήμα 5λέπτου.

Καταλήγοντας, το μοντέλο που αναπτύχθηκε και παρουσιάστηκε στην παρούσα μελέτη φαίνεται να αποτυπώνει επαρκώς τις ροές των τριών μελετούμενων ειδών, τόσο σε επίπεδο φύλλου, που ελέγχθηκε απευθείας, όσο και σε επίπεδο θόλου, που ελέγχθηκε με πλάγιο τρόπο. Παρόλο που οι ενσωματωμένες εξισώσεις στο μοντέλο φαίνονται πολύπλοκες, η

παραμετροποίησή του στηρίζεται στην εισαγωγή παραμέτρων οι οποίες είναι εύκολο να μετρηθούν στο πεδίο με βασικό εξοπλισμό. Το μοντέλο εκτός από τη δυνατότητα που παρέχει για την αποτύπωση των ροών σε επίπεδο οικοσυστήματος, μπορεί να χρησιμοποιηθεί και σαν εργαλείο θεωρητικής μελέτης για την εξέταση διαφόρων σεναρίων χωρικής και χρονικής κλιμάκωσης, π.χ. πως η μεταβολή μιας οικοφυσιολογικής ή μετεωρολογικής παραμέτρου αποτυπώνεται στις ροές του θόλου.

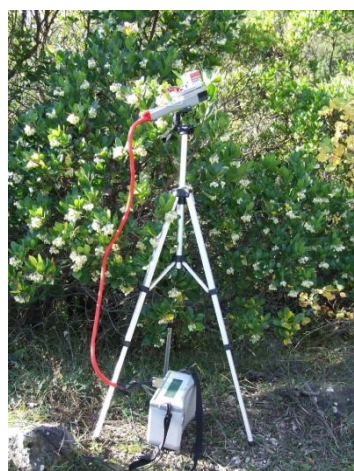
Η μελέτη και άλλων ειδών σαφώς θα συνέφερε στην περαιτέρω ανάπτυξη του μοντέλου, ώστε να καλύπτει μεγαλύτερο φάσμα οικοτόπων. Επίσης, η ανάπτυξη ενός μοντέλου υδατικού περιεχομένου του εδάφους θα αυτοματοποιούσε ακόμη περισσότερο τη διαδικασία, αφού πλέον δεν θα χρειαζόταν η εισαγωγή του πρωινού δυναμικού του νερού σαν δεδομένο εισόδου, αλλά η βροχόπτωση, η οποία σε συνδυασμό με την εξατμισοδιαπνοή, τη διήθηση και την απορροή θα μπορούσε να υπολογίσει το συνολικό υδατικό περιεχόμενο του εδάφους και συνεπώς και το δυναμικό του νερού.



Εικόνα 10: Μετεωρολογικός σταθμός που εγκαταστάθηκε στην περιοχή των Κήπων Ζαγορίου.



Εικόνα 11: Εγκατάσταση μετεωρολογικού σταθμού υπό αντίξοες καιρικές συνθήκες.



Εικόνα 12: Μέτρηση φωτοσύνθεσης στο πεδίο με το ADC LcPro+.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η παρούσα διατριβή αποτελεί συνδυασμό οικοφυσιολογικής έρευνας πεδίου πάνω σε τρία μεσογειακά είδη που ανήκουν σε διαφορετικές λειτουργικές ομάδες και μοντελοποίησης των φυσιολογικών διεργασιών (φωτοσύνθεσης και διαπνοής) σε επίπεδο φύλλου και θόλου.

Στο πλαίσιο αυτό μελετήθηκαν για τρία χρόνια στο πεδίο οι εποχιακές διακυμάνσεις των οικοφυσιολογικών παραμέτρων Chl, LMA, Ψ και LAI, καθώς και του ρυθμού φωτοσύνθεσης σε έναν ημιφυλλοβόλο θάμνο (*Phlomis fruticosa*), έναν αείφυλλο σκληρόφυλλο θάμνο (*Arbutus unedo*) και ένα φυλλοβόλο δέντρο (*Quercus frainetto*). Το εποχιακό πρότυπο των μεταβολών των οικοφυσιολογικών παραμέτρων και του ρυθμού φωτοσύνθεσης αποτυπώνει την διαφορετικότητα των ειδών.

Με βάση τις μετρήσεις πεδίου πραγματοποιήθηκε η ανάπτυξη ενός εμπειρικού μοντέλου φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου. Το μοντέλο προέκυψε από την τροποποίηση και βελτίωση της non-rectangular hyperbola, μιας γνωστής εξίσωσης περιγραφής της εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από την PAR. Από τις παραμέτρους της τροποποιημένης non-rectangular hyperbola εντονότερη διακύμανση σε σχέση με τις περιβαλλοντικές και οικοφυσιολογικές παραμέτρους παρουσιάζει ο ρυθμός φωτοσύνθεσης σε κορεσμένη ένταση φωτός (A_{max}), ο οποίος συσχετίστηκε με τις μετρημένες οικοφυσιολογικές παραμέτρους. Από τις παραπάνω, εντονότερη επίδραση στο A_{max} βρέθηκε ότι ασκεί η παράμετρος Ψ και για τα τρία είδη. Ταυτόχρονα μελετήθηκε ο τρόπος εγκλιματισμού της εποχιακής εξάρτησης του ρυθμού φωτοσύνθεσης από τη θερμοκρασία και καταγράφηκε μια μετατόπιση της βέλτιστης θερμοκρασίας για τη φωτοσύνθεση, η οποία εντοπίζεται στη μείωσή της κατά τις περιόδους με χαμηλή θερμοκρασία περιβάλλοντος και συσχετίστηκε με τη μέση θερμοκρασία των 33 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησης. Με βάση τα παραπάνω αναπτύχθηκε μια εξίσωση υπολογισμού του A_{max} από τις παραμέτρους Chl, LMA, Ψ , T και τη μέση θερμοκρασία των προηγούμενων 33 ημερών, η οποία σε συνδυασμό με την εισαγωγή ειδοεξαρτώμενων σταθερών είναι κοινή και για τα τρία είδη. Βρέθηκε επίσης μια ισχυρή συσχέτιση της παραμέτρου A_{max} με το quantum yield για την αφομοίωση του CO₂, η οποία αποτυπώθηκε μαθηματικά. Το μοντέλο που προκύπτει από την εισαγωγή της υπολογιζόμενης με αυτό τον τρόπο παραμέτρου A_{max} στην τροποποιημένη non-rectangular hyperbola έδωσε πολύ καλά αποτελέσματα όταν εφαρμόστηκε σε ένα ανεξάρτητο σετ μετρήσεων πεδίου.

Στη συνέχεια πραγματοποιήθηκε η ανάπτυξη ενός μοντέλου παραγωγικότητας θόλου, το οποίο ονομάστηκε Mantis και αποτελείται από 13 ενδιάμεσα υπομοντέλα. Το μοντέλο δέχεται σαν δεδομένα εισόδου απλές μετεωρολογικές παραμέτρους (PAR, T και RH) και τις οικοφυσιολογικές παραμέτρους που αναφέρθηκαν και υπολογίζει σε διαστήματα που ορίζονται από το χρήστη την συνολική παραγωγικότητα και διαπνοή του θόλου. Με τη χρήση του Mantis πραγματοποιήθηκαν προσομοιώσεις των ροών της παραγωγικότητας και της συνολικής διαπνοής για τα τρία μελετούμενα είδη στη διάρκεια ενός έτους (2007). Από την ανάλυση των αποτελεσμάτων βρέθηκε ότι η σημαντικότερη παράμετρος ελέγχου της παραγωγικότητας σε επίπεδο θόλου είναι με διαφορά το A_{max} , ενώ ακολουθούν το PAR_d και το LAI, ενώ σε ό,τι αφορά τη διαπνοή παρατηρήθηκε ένας πιο ομοιόμορφος καταμερισμός της σημαντικότητας μεταξύ των παραμέτρων A_{max} , PAR_d , LAI, T_d και RH. Η λειτουργία του μοντέλου δοκιμάστηκε σε σχέση με μετρημένες τιμές από ένα οικοσύστημα με πύργο eddy, με τα αποτελέσματα της παραγωγικότητας και διαπνοής του Mantis να δίνουν πολύ καλή συσχέτιση συγκρινόμενα με τις μετρημένες τιμές του πύργου.

Τέλος, το μοντέλο Mantis χρησιμοποιήθηκε για την πραγματοποίηση θεωρητικών προσομοιώσεων με σκοπό την παραμετροποίηση ενός μοντέλου LUE. Τα μοντέλα LUE χρησιμοποιούν την έννοια της «αποδοτικότητας του θόλου», όμως δεν ενσωματώνουν σε αυτή φυσιολογική ερμηνεία. Από τις προσομοιώσεις που πραγματοποιήθηκαν εξήχθησαν εξισώσεις υπολογισμού της παραμέτρου ϵ από το A_{max} , το LAI και τις ατμοσφαιρικές συνθήκες, δημιουργώντας ένα μοντέλο LUE τα αποτελέσματα του οποίου είναι σε πολύ καλή συμφωνία με τα αποτελέσματα του Mantis, με ταυτόχρονη εισαγωγή σε αυτό φυσιολογικής ερμηνείας των μηχανισμών του.

Το μοντέλο Mantis αναφορικά με τη δομή του είναι αρκετά πολύπλοκο, όσον αφορά το πλήθος των εξισώσεων, των ενδιάμεσων αποτελεσμάτων και των μεταξύ τους αλληλεπιδράσεων, ωστόσο η παραμετροποίησή του είναι πολύ απλή, καθώς μπορεί να τροφοδοτηθεί από δεδομένα που είναι βασικά στην οικοφυσιολογική έρευνα, αποτελώντας ένα πολύ χρήσιμο εργαλείο στη μελέτη της παραγωγικότητας των οικοσυστημάτων.

ABSTRACT

The present thesis is a combination of field ecophysiological research on three Mediterranean species that belong to different functional groups and modeling of physiological processes (photosynthesis and transpiration) at leaf and canopy level.

In this context, the seasonal variation of ecophysiological parameters Chl, LMA, Ψ and LAI, as well as photosynthetic rate of a semi-deciduous shrub (*Phlomis fruticosa*), an evergreen sclerophyll shrub (*Arbutus unedo*) and a deciduous tree (*Quercus frainetto*), were studied for three years in the field.

An empirical leaf level photosynthesis model was developed on the basis of field measurements. The model is based on the modification and improvement of non-rectangular hyperbola, a known equation for the dependence of photosynthesis on PAR. From the parameters of the modified non-rectangular hyperbola, the photosynthetic rate at saturated light intensity (A_{\max}) showed the strongest variation in relation to environmental and ecophysiological parameters. From the parameters mentioned above, Ψ was found to show the strongest influence on A_{\max} for all studied species. At the same time, the acclimation of the seasonal dependence of photosynthesis on temperature was studied and a shift of the optimum temperature for photosynthesis was recorded, which concerned its depression during periods with low environmental temperature and correlated with the mean temperature of the 33 days before measurement (T_{33}). On the basis of the above, an equation for the estimation of A_{\max} from the parameters Chl, LMA, Ψ , T and T_{33} was developed, which in combination with the insertion of species specific constants, is common for all studied species. A strong relation between A_{\max} and the quantum yield for the CO_2 assimilation was also found and described mathematically. The model that was developed based on the above mentioned calculation of A_{\max} and the modified non-rectangular hyperbola gave very good results when applied to an independent data set of field measurements.

Subsequently, a canopy productivity model (named Mantis), consisting of 13 intermediate submodels was developed. The model uses as inputs simple meteorological parameters (PAR, T and RH) and the ecophysiological parameters mentioned above and estimates in user defined time steps the total canopy productivity and transpiration. Simulations of the seasonal flows of productivity and transpiration for the studied species for a year (2007) were produced using Mantis. From the result analysis, the most important parameter for

productivity estimation was found to be A_{\max} , followed by PAR_d and LAI, while transpiration showed a more uniform dependence between A_{\max} , PAR_d , LAI, T_d and RH were found. Model performance was tested against measured values from an eddy tower site, with Mantis results of productivity and transpiration showing good agreement with the measures tower values.

Finally, Mantis was used for making theoretical simulations for the parameterization of a LUE model. LUE models use the term of “canopy efficiency”, without the incorporation of physiological meaning in it. As a result of Mantis simulations, an equation for the estimation of parameter ε from A_{\max} , LAI and atmospheric conditions was produced, creating a LUE model with good agreement to Mantis, with incorporating physiological meaning in its parameters.

While Mantis model seems quite complicated, concerning the number of equations used, the intermediate results and their interactions, its parameterization is very simple, based on essential ecophysiological data, consisting a very useful tool for the study of ecosystem productivity.

BIBΛIOΓΡΑΦΙΑ

- Aber, J.D. and Federer, C.A.** (1992). A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* **92**: 463–474.
- Acock, B., Charles-Edwards, D., Fitter, D., Hand, D., Ludwig, L.J., Warren Wilson, J., and Withers, A.** (1978). The contribution of leaves from different levels within a tomato crop to canopy net photosynthesis: an experimental examination of two canopy models. *Journal of Experimental Botany* **29** (4): 815-827.
- Adams, J.M. and Piovesan, G.** (2002). Uncertainties in the role of land vegetation in the carbon cycle. *Chemosphere* **49**: 805–19.
- Alexandrov, G. a and Matsunaga, T.** (2008). Normative productivity of the global vegetation. *Carbon balance and management* **3**: 8.
- Alt, C.** (2000). Optimal Nitrogen Content and Photosynthesis in Cauliflower (*Brassica oleracea* L. botrytis). Scaling up from a Leaf to the Whole Plant. *Annals of Botany* **85**: 779–787.
- Amthor, J., Goulden, M., Munger, J., and Wofsy, S.** (1994). Testing a Mechanistic Model of Forest-Canopy Mass and Energy Exchange Using Eddy Correlation: Carbon Dioxide and Ozone Uptake by a Mixed Oak-Maple Stand. *Australian Journal of Plant Physiology* **21**: 623-651.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., and Xiloyannis, C.** (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1093–1100.
- Aphalo, P.J. and Jarvis, P.G.** (1991). Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell and Environment* **14**: 127–132.
- Atkin, O.K., Evans, J.R., Ball, M.C., Lambers, H., and Pons, T.L.** (2000). Leaf respiration of snow gum in the light and dark. Interactions between temperature and irradiance. *Plant physiology* **122**: 915–23.
- Badger, M., Björkman, O., and Armond, P.** (1982). An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: temperature acclimation in the desert evergreen *Nerium oleander* L. *Plant, Cell & Environment* **5**: 85–99.
- Baldocchi, D.D.** (1994). An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree physiology* **14**: 1069–1079.
- Baldocchi, D.D.** (2003). Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology* **9**: 479–492.

- Baldocchi, D.D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S.W., Anthoni, P.M., Bernhofer, C., Davis, K., Evans, R., Fuentes, J., Goldstein, A., Katul, G., Law, B., Lee, X., Malhi, Y., Meyers, T., Munger, W., Oechel, W., Paw, K.T., et al.** (2001). FLUXNET: A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society* **82**: 2415–2434.
- Baldocchi, D.D. and Harley, P.C.** (1995). Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment* **18**: 1157–1173.
- Baldocchi, D.D. and Meyers, T.** (1998). On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and trace gas fluxes over vegetation: a perspective. *Agricultural and Forest Meteorology* **90**: 1–25.
- Baldocchi, D.D. and Wilson, K.B.** (2001). Modeling CO₂ and water vapor exchange of a temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecological Modelling* **142**: 155–184.
- Battaglia, M., Beadle, C., and Loughhead, S.** (1996). Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree physiology* **16**: 81–89.
- Battaglia, M., Beadle, C., and Loughhead, S.** (2006). Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree physiology* **16**: 81–89.
- Berkowitz, G.A.** (1998). Water and salt stress. In *Photosynthesis: a comprehensive treatise*, A.S. Raghavendra, ed (Cambridge University Press: Cambridge).
- Blyth, E., Best, M., Cox, P.M., Essery, R., Boucher, O., Harding, R., Prentice, C., Vidale, P.L., and Woodward, I.** (2006). JULES: a new community land surface model What does the model do? Future uses of the model. *October*: 9–13.
- Bréda, N.J.J.** (2003). Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany* **54**: 2403–17.
- Bristow, K.L. and Campbell, G.S.** (1984). On the relationship between incoming solar radiation and daily maximum and minimum temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* **31**: 159–166.
- Brooks, A. and Farquhar, G.D.** (1985). Effect of Temperature on the CO₂/O₂ Specificity of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase Oxygenase and the Rate of Respiration in the Light - Estimates from Gas-Exchange Measurements on Spinach. *Planta* **165**: 397–406.
- Buckley, T., Mott, K., and Farquhar, G.D.** (2003). A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant, Cell & Environment* **26**: 1767–1785.

- Campbell, G.S.** (1990). Derivation of an angle density function for canopies with ellipsoidal leaf angle distributions. *Agricultural and Forest Meteorology* **49**: 173–176.
- Campbell, G.S.** (1986). Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology* **36**: 317–321.
- Campbell, G.S. and Norman, J.M.** (1998). *An introduction to environmental biophysics* (Springer).
- Cannell, M. and Thornley, J.** (1998). Temperature and CO₂ Responses of Leaf and Canopy Photosynthesis: a Clarification using the Non-rectangular Hyperbola Model of Photosynthesis. *Annals of Botany* **82**: 883–892.
- Cescatti, a** (1997). Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms. *Ecological Modelling* **101**: 263–274.
- Chen, J.** (1991). Measuring leaf area index of plant canopies with branch architecture. *Agricultural and Forest Meteorology* **57**: 1–12.
- Chiesi, M., Maselli, F., Moriondo, M., Fibbi, L., Bindi, M., and Running, S.W.** (2007). Application of BIOME-BGC to simulate Mediterranean forest processes. *Ecological Modelling* **206**: 179–190.
- Collatz, G.J., Ball, J.T., Grivet, C., and Berry, J.A.** (1991). Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology* **54**: 107–136.
- Collatz, G.J., Ribas-Carbo, M., and Berry, J.A.** (1992). Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C₄ plants. *Australian Journal of Plant Physiology* **19**: 519–538.
- Cox, P.M.** (2001). Description of the “ TRIFFID ” Dynamic Global Vegetation Model.
- Cunningham, S. and Read, J.** (2002). Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: photosynthetic responses to growth temperature. *Oecologia* **133**: 112–119.
- Dai, Y., Dickinson, R.E., and Wang, Y.P.** (2004). A Two-Big-Leaf Model for Canopy Temperature, Photosynthesis, and Stomatal Conductance. *Journal of Climate* **17**: 2281–2299.
- Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H., and Urban, L.** (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, cell & environment* **33**: 1419–1438.

- Desjardins, R.** (1974). A technique to measure CO₂ exchange under field conditions. *International Journal of Biometeorology* **18**: 76-83.
- Díaz-Espejo, a, Walcroft, a S., Fernández, J.E., Hafridi, B., Palomo, M.J., and Girón, I.F.** (2006). Modeling photosynthesis in olive leaves under drought conditions. *Tree physiology* **26**: 1445–56.
- Diaz-Espejo, A., Walcroft, A., Fernández, J., Hafidi, B., Palomo, M., and Girón, I.** (2006). Modeling photosynthesis in olive leaves under drought conditions. *Tree physiology* **26**: 1445.
- Dufrêne, E., Davi, H., François, C., Maire, G. Le, Dantec, V. Le, and Granier, a.** (2005). Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* **185**: 407–436.
- Ellsworth, D. and Reich, P.** (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* **96**: 169–178.
- Escalona, J., Flexas, J., and Medrano, H.** (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology* **26**: 421–434.
- Esser, G. and Lautenschlager, M.** (1994). Estimating the change of carbon in the terrestrial biosphere from 18 000 BP to present using a carbon cycle model. *Environmental pollution (Barking, Essex: 1987)* **83**: 45–53.
- Evans, J.R.** (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* **78**: 9–19.
- Falkowski, P., Scholes, R., Boyle, E., Canadell, J., Canfield, D., Elser, J., Gruber, N., Hibbard, K., Höglberg, P., Linder, S., and others** (2000). The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science* **290**: 291-296.
- Farquhar, G.D., Caemmerer, S., and Berry, J.A.** (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78–90.
- Farquhar, G.D. and Roderick, M.L.** (2003). Atmospheric science. Pinatubo, diffuse light, and the carbon cycle. *Science (New York, N.Y.)* **299**: 1997–8.
- Farquhar, G.D., S, von C., and Berry, J. a.** (2001). Models of photosynthesis. *Plant physiology* **125**: 42–5.
- Farquhar, G.D. and Sharkey, T.** (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **33**: 317–345.
- Field, C. and Mooney, H.A.** (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In *On the economy of plant form and function: proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity,*

-
- Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants, Harvard Forest, August 1983 (Cambridge Univ Pr), p. 25.
- Flexas, J., Bota, J., Sampol, B., Escalona, J.M., and Medrano, H.** (2002). Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* **29**: 461–471.
- Foley, J., Prentice, I., Ramankutty, N., and Levis, S.** (1996). An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* **10**: 603–628.
- Frak, E.** (2002). Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **53**: 2207–2216.
- Friend, a** (1997). A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0). *Ecological Modelling* **95**: 249–287.
- Gao, Q., Zhang, X., Huang, Y., and Xu, H.** (2004). A comparative analysis of four models of photosynthesis for 11 plant species in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology* **126**: 203–222.
- Gomes, F., Oliva, M., Mielke, M., Dealmeida, a, and Leite, H.** (2006). Photosynthetic irradiance-response in leaves of dwarf coconut palm (*Cocos nucifera* L. “nana”, Arecaceae): Comparison of three models. *Scientia Horticulturae* **109**: 101–105.
- Goudriaan, J.** (1977). *Crop micrometeorology: a simulation study PUDOC*, ed (Wageningen).
- Goudriaan, J.** (1988). The bare bones of leaf-angle distribution in radiation models for canopy photosynthesis and energy exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* **43**: 155–169.
- Granier, a** (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling* **116**: 269–283.
- Gu, L.** (2002). Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research* **107**.
- Gulias, J., Flexas, J., Mus, M., Cifre, J., Lefi, E., and Medrano, H.** (2003). Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in balearic endemic and non-endemic mediterranean species. *Annals of botany* **92**: 215–22.
- Hansen, U., Fiedler, B., and Rank, B.** (2002). Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance. *Trees* **16**: 354–364.

- Harley, P., Weber, J., and Gates, D.** (1985). Interactive effects of light, leaf temperature, CO₂ and O₂ on photosynthesis in soybean. *Planta* **165**: 249-263.
- Harley, P.C., Thomas, R.B., Reynolds, J.F., and Strain, B.R.** (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* **15**: 271–282.
- Haxeltine, A. and Prentice, C.I.** (1996). BIOME3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles* **10**: 693–709.
- Hikosaka, K.** (2004). Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of plant research* **117**: 481–94.
- Houborg, R., Anderson, M.C., Norman, J.M., Wilson, T., and Meyers, T.** (2009). Intercomparison of a “bottom-up” and “top-down” modeling paradigm for estimating carbon and energy fluxes over a variety of vegetative regimes across the U.S. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**: 1875–1895.
- Ichii, K., Hashimoto, H., Nemani, R., and White, M.** (2005). Modeling the interannual variability and trends in gross and net primary productivity of tropical forests from 1982 to 1999. *Global and Planetary Change* **48**: 274–286.
- Jarvis, P.G.** (1976). The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **273**: 593–610.
- Jenkins, J., Richardson, a, Braswell, B., Ollinger, S., Hollinger, D., and Smith, M.** (2007). Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. *Agricultural and Forest Meteorology* **143**: 64–79.
- Johnson, I.R.** (1996). Modelling canopy photosynthesis in response to environmental conditions. *Advances in Space Research* **18**: 163–166.
- Johnson, I.R. and Thornley, J.H.M.** (1984). A model of instantaneous and daily canopy photosynthesis. *Journal of Theoretical Biology* **107**: 531–545.
- June, T., Evans, J.R., and Farquhar, G.D.** (2004). A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport: a study on soybean leaf. *Functional Plant Biology* **31**: 275-283.
- Kaduk, J. and Heimann, M.** (1996). A prognostic phenology scheme for global terrestrial carbon cycle models. *Climate Research* **6**: 1–19.
- Kalvova, J. and Nemesova, I.** (1997). Projections of climate change for the Czech Republic. *Climatic Change* **36**: 41–64.

- Kattge, J., Knorr, W., Raddatz, T., and Wirth, C.** (2009). Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology* **15**: 976–991.
- Kergoat, L.** (1998). A model for hydrological equilibrium of leaf area index on a global scale. *Journal of Hydrology* **212-213**: 268–286.
- Kimball, J.S., Keyser, a. R., Running, S.W., and Saatchi, S.S.** (2000). Regional assessment of boreal forest productivity using an ecological process model and remote sensing parameter maps. *Tree physiology* **20**: 761–775.
- Kimball, J.S., Running, S.W., and Nemani, R.** (1997). An improved method for estimating surface humidity from daily minimum temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* **85**: 87–98.
- Kindermann, J., Ludeke, M.K.B., Badeck, F.W., Otto, R.D., Klaudius, A., Hager, C., Wurth, G., Lang, T., Donges, S., Habermehl, S., and Kohlmaier, G.H.** (1993). Structure of a global and seasonal carbon exchange model for the terrestrial biosphere the frankfurt biosphere model (FBM). *Water, Air, & Soil Pollution* **70**: 675–684.
- Kirschbaum, M.** (2002). Modelling C and N dynamics in forest soils with a modified version of the CENTURY model. *Soil Biology and Biochemistry* **34**: 341–354.
- Kirschbaum, M. and Farquhar, G.D.** (1984). Temperature Dependence of Whole-Leaf Photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. Ex Spreng. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**: 519-538.
- Knorr, W. and Heimann, M.** (1995). Impact of drought stress and other factors on seasonal land biosphere CO₂ exchange studied through an atmospheric tracer transport model. *Tellus B* **47**: 471–489.
- Krinner, G., Viovy, N., De Noblet-Ducoudré, N., Ogée, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S., and Prentice, C.I.** (2005). A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global biogeochemical cycles* **19**.
- Kull, O. and Niinemets, U.** (1998). Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology* **12**: 472–479.
- Kumar Tewari A and Charan Tripathy B** (1998). Temperature-stress-induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat. *Plant physiology* **117**: 851–8.
- Kyparissis, A. and Manetas, Y.** (1993). Seasonal leaf dimorphism in a semi-deciduous Mediterranean shrub: ecophysiological comparisons between winter and summer leaves. *Acta oecologica* **14**: 23–32.

- Lange, O.L., Losch, R., Schulze, E.-D., and Kappen, L.** (1971). Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* **100**: 76–86.
- Lange, O.L., Schulze, E.D., Evenari, M., Kappen, L., and Buschbom, U.** (1974). The temperature-related photosynthetic capacity of plants under desert conditions. *Oecologia* **17**: 97–110.
- Larcher, W.** (2002). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups* (Springer: New York).
- Lawlor, D. and Cornic, G.** (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment* **25**: 275–294.
- Leuning, R.** (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell and Environment* **18**: 339–355.
- Leuning, R.** (1997). Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters J_{max} and V_{cmax} . *Journal of Experimental Botany* **48**: 345–347.
- Leuning, R., Kelliher, F.M., De Pury, D.G.G., and Schulze, E.-D.** (1995). Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment* **18**: 1183–1200.
- Lieth, H.** (1975). Modeling the primary productivity of the world. In *Primary Productivity of the Biosphere*, H. Lieth and R.H. Whittaker, eds (Springer-Verlag: New York), pp. 237–263.
- Lloyd, J., Wong, S., Styles, J., Batten, D., Priddle, R., Turnbull, C., and Mcconchie, C.** (1995). Measuring and Modelling Whole-Tree Gas Exchange. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 987-1000.
- Magnani, F., Leonardi, S., Tognetti, R., Grace, J., and Borghetti, M.** (1998). Modelling the surface conductance of a broad-leaf canopy: effects of partial decoupling from the atmosphere. *Plant, Cell and Environment* **21**: 867–879.
- Malhi, Y., Baldocchi, D.D., and Jarvis, P.G.** (1999). The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* **22**: 715–740.
- Matsushita, B.** (2004). Estimation of regional net primary productivity (NPP) using a process-based ecosystem model: How important is the accuracy of climate data? *Ecological Modelling* **178**: 371–388.
- Mayer, D. and Butler, D.** (1993). Statistical validation. *Ecological modelling*.
- McGuire, A.D., Melillo, J.M., Kicklighter, D.W., Pan, Y., Xiao, X., Helfrich, J., Moore, B., Vorosmarty, C.J., and Schloss, A.L.** (1997). Equilibrium responses of global net primary production and carbon storage to doubled atmospheric carbon

- dioxide: Sensitivity to changes in vegetation nitrogen concentration. *Global Biogeochemical Cycles* **11**: 173-189.
- Meador, W.E. and Weaver, W.R.** (1980). Two-Stream Approximations to Radiative Transfer in Planetary Atmospheres: A Unified Description of Existing Methods and a New Improvement. *Journal of the Atmospheric Sciences* **37**: 630–643.
- Medlyn, B., Barrett, D., Landsberg, J., Sands, P., Clement, R., A, B.M., B, D.B., C, J.L., D, P.S., and E, R.C.** (2003). Conversion of canopy intercepted radiation to photosynthate: a review of modelling approaches for regional scales. *Functional Plant Biology* **30**: 153-169
- Medlyn, B.E., Badeck, F.W., De Pury, D.G.G., Barton, C.V.M., Broadmeadow, M., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., Jach, M.E., Kellomaki, S., Laitat, E., Marek, M., Philippot, S., Rey, A., Strassemeier, J., Laitinen, K., Liozon, R., Portier, B., Roberntz, P., Wang, K., et al.** (1999). Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell and Environment* **22**: 1475–1495.
- Medlyn, B.E., Dreyer, E., Ellsworth, D.S., Forstreuter, M., Harley, P.C., Kirschbaum, M.U.F., Le Roux, X., Montpied, P., Strassemeier, J., Walcroft, A., Wang, K., and Loustau, D.** (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell and Environment* **25**: 1167–1179.
- Medlyn, B.E., Robinson, A.P., Clement, R., and McMurtrie, R.E.** (2005). On the validation of models of forest CO₂ exchange using eddy covariance data: some perils and pitfalls. *Tree physiology* **25**: 839–57.
- Mencuccini, M., Mambelli, S., and Comstock, J.** (2000). Stomatal responsiveness to leaf water status in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a function of time of day. *Plant, Cell and Environment* **23**: 1109–1118.
- Monsi, M. and Saeki, T.** (2005). On the factor light in plant communities and its importance for matter production. 1953. *Annals of botany* **95**: 549–67.
- Monsi, M. and Saeki, T.** (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* **14**: 22–52.
- Monteith, J.** (1965). Evaporation and environment. In *Symp. Soc. Exp. Biol*, pp. 205–234.
- Monteith, J.** (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* **9**: 747-766.
- Mooney, H.A., Björkman, O., and Collatz** (1978). Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata*. *Plant Physiology* **61**: 406–410.
- Moorcroft, P.R.** (2006). How close are we to a predictive science of the biosphere? *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* **21**: 400–7.

- Muetzelfeldt, R. and Massheder, J.** (2003). The Simile visual modelling environment. *European Journal of Agronomy* **18**: 345–358.
- Muraoka, H., Tang, Y., Terashima, I., Koizumi, H., and Washitani, I.** (2000). Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant, Cell and Environment* **23**: 235–250.
- Myneni, R.** (1991). Modeling radiative transfer and photosynthesis in three-dimensional vegetation canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* **55**: 323–344.
- Myneni, R., Hoffman, S., Knyazikhin, Y., Privette, J., Glassy, J., Tian, Y., Wang, Y.P., Song, X., Zhang, Y., Smith, G., Lotsch, A., Friedl, M., Morisette, J., Votava, P., Nemani, R., and Running, S.W.** (2002). Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. *Remote Sensing of Environment* **83**: 214–231.
- Nabuurs, G., Schelhaas, M., and Pussinen, A.** (2000). Validation of the European Forest Information Scenario Model (EFISCEN) and a Projection of Finnish Forests. *Silva Fennica* **34**: 167–179.
- Niinemets, U.** (2007). Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell and Environment* **30**: 1052–71.
- Niinemets, U., Oja, V., and Kull, O.** (1999). Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *Plant, Cell & Environment* **22**: 1497–1513.
- Nikolov, N.** (1995). Coupling biochemical and biophysical processes at the leaf level: an equilibrium photosynthesis model for leaves of C₃ plants. *Ecological Modelling* **80**: 205–235.
- Nikolov, N. and Zeller, K.F.** (2003). Modeling coupled interactions of carbon, water, and ozone exchange between terrestrial ecosystems and the atmosphere. I: Model description. *Environmental Pollution* **124**: 231–246.
- Ogren, E.** (1993). Convexity of the Photosynthetic Light-Response Curve in Relation to Intensity and Direction of Light during Growth. *Plant physiology* **101**: 1013–1019.
- Ogren, E. and Evans, J.R.** (1993). Photosynthetic light-response curves. *Planta* **189**: 182–190.
- Oreskes, N., Shrader-Frechette, K., and Belitz, K.** (1994). Verification, validation, and confirmation of numerical models in the Earth sciences. *Science (New York, N.Y.)* **263**: 641–6.
- Pachepsky, L.** (1996). An adequate model of photosynthesis—I Parameterization, validation and comparison of models. *Agricultural Systems* **50**: 209–225.

- Peisker, M. and Apel, H.** (2001). Inhibition by light of CO₂ evolution from dark respiration: Comparison of two gas exchange methods. *Photosynthesis research* **70**: 291–8.
- Peri, P., Moot, D., and Mcneil, D.** (2005). Modelling photosynthetic efficiency (a) for the light-response curve of cocksfoot leaves grown under temperate field conditions. *European Journal of Agronomy* **22**: 277–292.
- Pettorelli, N., Vik, J., Mysterud, A., and Gaillard, J.** (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in ecology & evolution* **20**: 503–510.
- Potter, C., Randerson, J., Field, C., Matson, P., Vitousek, P., Mooney, H., and Klooster, S.** (1993). Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global biogeochemical cycles* **7**: 811–841.
- Prince, S.D.** (1991). A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data. *International Journal of Remote Sensing* **12**: 1313–1330.
- De Pury, D.G.G. and Farquhar, G.D.** (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment* **20**: 537–557.
- Rambal, S. and Debussche, G.** (1995). Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. In *Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems*, G.M. Moreno and W.C. Oechel, eds (Springer: New York), pp. 386–407.
- Raulier, F., Bernier, P.Y., and Ung, C.-H.** (1999). Canopy photosynthesis of sugar maple (*Acer saccharum*): comparing big-leaf and multilayer extrapolations of leaf-level measurements. *Tree physiology* **19**: 407–420.
- Raulier, F., Bernier, P.Y., and Ung, C.-H.** (2000). Modeling the influence of temperature on monthly gross primary productivity of sugar maple stands. *Tree physiology* **20**: 333–345.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., and Walters, M.B.** (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**: 948–958.
- Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S.** (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**: 13730–4.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., and Uhl, C.** (1994). Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia* **97**: 62–72.
- Ripullone, F., Grassi, G., Lauteri, M., and Borghetti, M.** (2003). Photosynthesis-nitrogen relationships: interpretation of different patterns between *Pseudotsuga*

- menziesii and Populus x euroamericana in a mini-stand experiment. *Tree physiology* **23**: 137–44.
- Roderick, M., Farquhar, G.D., Berry, S., and Noble, I.** (2001). On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* **129**: 21–30.
- Ross, J.** (2000). Estimation of leaf area and its vertical distribution during growth period. *Agricultural and Forest Meteorology* **101**: 237–246.
- Ruimy, A., Dedieu, G., and Saugier, B.** (1996). TURC: A diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. *Global Biogeochemical Cycles* **10**: 269–285.
- Ruimy, A., Saugier, B., and Dedieu, G.** (1994). Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical research* **99**: 5263–5283.
- Running, S. and Coughlan, J.** (1988). A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological modelling* **42**: 125–154.
- Running, S.W., Investigator, P., Nemani, R., Investigator, A., Glassy, J.M., Engineer, S., and Thornton, P.E.** (1999). MODIS DAILY PHOTOSYNTHESIS (PSN) AND ANNUAL NET PRIMARY PRODUCTION (NPP) PRODUCT. Production: 1–59.
- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M., and Hashimoto, H.** (2004). A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience* **54**: 547–560.
- Rykiel, E.** (1996). Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling* **90**: 229–244.
- Sands, P.** (1995). Modelling Canopy Production. II. From Single-Leaf Photosynthesis Parameters to Daily Canopy Photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 603-614.
- Schmid, S., Zierl, B., and Bugmann, H.** (2006). Analyzing the carbon dynamics of central European forests: comparison of Biome-BGC simulations with measurements. *Regional Environmental Change* **6**: 167–180.
- Schultz, H.R.** (2003). Extension of a Farquhar model for limitations of leaf photosynthesis induced by light environment, phenology and leaf age in grapevines (*Vitis vinifera* L. cvv. White Riesling and Zinfandel). *Functional Plant Biology* **30**: 673-687.
- Sellers, P., Berry, J.A., Collatz, G.J., Field, C., and Hall, F.** (1992). Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* **42**: 187–216.

- Sellers, P.J.** (1985). Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. *International Journal of Remote Sensing* **6**: 1335–1372.
- Sellers, P.J., Randall, D.A., Collatz, G.J., and Berry, J.A.** (1996). A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation. *Journal of Climate* **9**: 676-705.
- Shabanov, N. V, Knyazikhin, Y., Baret, F., and Myneni, R.B.** (2000). Stochastic Modeling of Radiation Regime in Discontinuous Vegetation Canopies. *Remote Sensing of Environment* **74**: 125–144.
- Sharkey, T.D.** (2005). Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell and Environment* **28**: 269–277.
- Slatyer, R.** (1977). photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb, ex Spreng. VI. Comparison of field and phytotron responses to growth temperature. *Australian Journal of Botany* **4**: 901–916.
- Song, C.H. and Woodcock, C.E.** (2003). A regional forest ecosystem carbon budget model: impacts of forest age structure and landuse history. *Ecological Modelling* **164**: 33–47.
- Spitters, C.** (1986). Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis Part II. Calculation of canopy photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**: 231–242.
- Spitters, C., Toussaint, H., and Goudriaan, J.** (1986). Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis Part I. Components of incoming radiation. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**: 217–229.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., and Lawlor, D.W.** (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* **401**: 914–914.
- Thornley, J.H.M.** (2004). Acclimation of photosynthesis to light and canopy nitrogen distribution: an interpretation. *Annals of botany* **93**: 473–5.
- Thornley, J.H.M.** (1998). Dynamic Model of Leaf Photosynthesis with Acclimation to Light and Nitrogen. *Annals of Botany* **81**: 421–430.
- Thornley, J.H.M.** (2002). Instantaneous Canopy Photosynthesis: Analytical Expressions for Sun and Shade Leaves Based on Exponential Light Decay Down the Canopy and an Acclimated Non-rectangular Hyperbola for Leaf Photosynthesis. *Annals of Botany* **89**: 451–458.
- Thornley, J.H.M. and Johnson, I.R.** (2000). *Plant and crop modelling: a mathematical approach to plant and crop physiology.* (The Blackburn Press).

- Thornton, P.** (2000). Simultaneous estimation of daily solar radiation and humidity from observed temperature and precipitation: an application over complex terrain in Austria. *Agricultural and Forest Meteorology* **104**: 255–271.
- Turner, D.** (2003). Scaling Gross Primary Production (GPP) over boreal and deciduous forest landscapes in support of MODIS GPP product validation. *Remote Sensing of Environment* **88**: 256–270.
- Turner, D.P., Urbanski, S., Bremer, D., Wofsy, S.C., Meyers, T., Gower, S.T., and Gregory, M.** (2003). A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology* **9**: 383–395.
- Tuzet, A., Perrier, A., and Leuning, R.** (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment* **26**: 1097–1116.
- Verbeeck, H., Samson, R., Granier, A., Montpied, P., and Lemeur, R.** (2008). Multi-year model analysis of GPP in a temperate beech forest in France. *Ecological Modelling* **210**: 85–103.
- Verbeeck, H., Samson, R., Verdonck, F., and Lemeur, R.** (2006). Parameter sensitivity and uncertainty of the forest carbon flux model FORUG: a Monte Carlo analysis. *Tree physiology* **26**: 807–17.
- Veroustraete, F., Sabbe, H., and Eerens, H.** (2002). Estimation of carbon mass fluxes over Europe using the C-Fix model and Euroflux data. *Remote Sensing of Environment* **83**: 376–399.
- Vico, G. and Porporato, A.** (2008). Modelling C₃ and C₄ photosynthesis under water-stressed conditions. *Plant and Soil* **313**: 187–203.
- Villar, R., Held, a. a., and Merino, J.** (1995). Dark Leaf Respiration in Light and Darkness of an Evergreen and a Deciduous Plant Species. *Plant physiology* **107**: 421–427.
- Wang, J., Miller, D., Sammis, T., Gutschick, V., Simmons, L., and Andales, a** (2007). Energy balance measurements and a simple model for estimating pecan water use efficiency. *Agricultural Water Management* **91**: 92–101.
- Wang, Q., Tenhunen, J., Granier, a., Reichstein, M., Bouriaud, O., Nguyen, D., and Breda, N.** (2004). Long-term variations in leaf area index and light extinction in a *Fagus sylvatica* stand as estimated from global radiation profiles. *Theoretical and Applied Climatology* **79**: 225–238.
- Wang, Y.P.** (2003). A comparison of three different canopy radiation models commonly used in plant modelling. *Functional Plant Biology* **30**: 143.
- Wang, Y.P. and Jarvis, P.** (1988). Mean leaf angles for the ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology* **43**: 319–321.

- Wang, Y.P. and Jarvis, P.G.** (1990). Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree physiology* **7**: 297–316.
- Wang, Y.P. and Leuning, R.** (1998). A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology* **91**: 89–111.
- Warnant, P., François, L., Strivay, D., and Gérard, J.C.** (1994). CARAIB: A global model of terrestrial biological productivity. *Global Biogeochemical Cycles* **8**: 255–270.
- Warren, C.R. and Adams, M. a.** (2001). Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell and Environment* **24**: 597–609.
- Werner, C., Ryel, R.J., Correia, O., and Beyschlag, W.** (2001). Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant, Cell & Environment* **24**: 27–40.
- Whitehead, D.** (1998). Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree physiology* **18**: 633–644.
- Whitehead, D., Hall, G., Walcroft, A., Brown, K., Landsberg, J., Tissue, D., Turnbull, M., Griffin, K., Schuster, W., Carswell, F., Trotter, C., James, I., and Norton, D.** (2002). Analysis of the growth of rimu (*Dacrydium cupressinum*) in South Westland, New Zealand, using process-based simulation models. *International Journal of Biometeorology* **46**: 66–75.
- Whitley, R., Medlyn, B., Zeppel, M., Macinnis-Ng, C., and Eamus, D.** (2009). Comparing the Penman–Monteith equation and a modified Jarvis–Stewart model with an artificial neural network to estimate stand-scale transpiration and canopy conductance. *Journal of Hydrology* **373**: 256–266.
- Wofsy, S., Goulden, M., Munger, J., and Fan, S.** (1993). Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. *Science* **260**: 1314–1317.
- Wong, S., Cowan, I., and Farquhar, G.D.** (1979). Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* **282**: 424 – 426.
- Woodward, F., Smith, T., and Emanuel, W.** (1995). A global land primary productivity and phytogeography model. *Global biogeochemical cycles* **9**: 471–490.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., et al.** (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–7.

- Wu, H., Sharpe, H., and Spence, D.** (1985). Stomatal mechanics. III. Geometric interpretation of the mechanical advantage . *Plant Cell and Environment* **8**: 269–274.
- Xiao, X.** (2004). Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment* **91**: 256–270.
- Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satoh, K., and Katoh, S.** (2002). Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiology* **128**: 1087-97.
- Yu, G.-R., Wang, Q.-F., and Zhuang, J.** (2004). Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. *Journal of plant physiology* **161**: 303–18.
- Yuan, W., Liu, S., Zhou, G., Tieszen, L., Baldocchi, D.D., Bernhofer, C., Gholz, H., Goldstein, A., and Goulden, M.** (2007). Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. *Agricultural and Forest Meteorology* **143**: 189–207.

<http://ameriflux.ornl.gov/>

<http://cirrus.meteo.noa.gr/forecast/bolam/index.htm>

<http://reverb.echo.nasa.gov>